Über die Geschlechtsorgane von Amphioxus.

Inaugural-Dissertation

der

hohen philosophischen Fakultät

der

Königl. bayr. Julius-Maximilians-Universität Würzburg

zur

Erlangung der Doktorwürde

vorgelegt

am 19. Juli 1904

von

Boris Zarnik

aus Laibach.

Mit 5 Tafeln und 17 Textfiguren.

Jena.

Verlag von Gustav Fischer.

1904.

Über die Geschlechtsorgane von Amphioxus.

Inaugural-Dissertation

der

hohen philosophischen Fakultät

der

Königl. bayr. Julius-Maximilians-Universität Würzburg

zur

Erlangung der Doktorwürde

vorgelegt

am 19. Juli 1904

von

Boris Zarnik

aus Laibach.

Mit 5 Tafeln und 17 Textfiguren.

ACAD. LUGD. BAT. BIBL.

Jena.

Verlag von Gustav Fischer.

1904.

Abdruck
aus den
Zoologischen Jahrbüchern. Bd. 21. Abt. f. Anatomie. 1904.
Herausgegeben von Prof. Dr. J. W. Spengel in Giessen.
Verlag von Gustav Fischer, Jena.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Die Anregung zu dieser Arbeit verdanke ich meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Boveri. Es sei mir gestattet, ihm an dieser Stelle für die vielen Ratschläge und für die freundliche Unterstützung, die er mir bei der Ausführung dieser Arbeit angedeihen ließ, meinen besten Dank auszusprechen.

Ihrem ursprünglichen Plane nach sollte diese Arbeit ein Gegenstück darstellen zu der Neidert-Leiber'schen Arbeit „Über Bau und Entwicklung der weiblichen Geschlechtsorgane des Amphioxus lanceolatus“. Wie sich letztere auf die weiblichen, so sollte sich meine Arbeit auf die männlichen Geschlechtsorgane, die bisher noch keiner eingehenden Untersuchung unterzogen worden sind, beziehen. Es lag in der Natur der Sache, daß nun auch eine Vergleichung der beiderlei Geschlechtsorgane vorgenommen wurde, und hierzu mußte ich später meine Untersuchung auch auf die Weibchen ausdehnen, wobei ich in einigen Punkten zu andern Resultaten gelangte als die beiden genannten Autoren; ich fand es daher notwendig, auch die Ovarien, vor allem ihre Entwicklung, einer eingehenden Besprechung zu unterziehen. Außerdem untersuchte ich noch den Prozeß der Entleerung der Geschlechtsprodukte.

Material und Technik.

Die Tiere, an denen ich meine Untersuchungen vornahm, stammten zum größten Teil aus Neapel; außerdem hatte ich mehrere Helgoländer Exemplare und einige von der bretonischen Küste. Herr Prof. Boveri hatte die Güte, auch lebendes Material aus Neapel zu bestellen.

Es ist staunenswert, wie gut sich Amphioxus in Aquarien hält. Die Tiere trafen zu Anfang des Monats Mai aus Neapel ein und wurden in zwei Aquarien untergebracht; in dem einen hielten sie sich bis Ende Juli, in dem andern blieben sie sogar bis Ende Oktober vollkommen lebenskräftig. Später verfielen sie allerdings einer seltsamen Fäulnis, die vom Schwanz ausgehend allmählich nach vorn fortschritt; die Chorda mit ihren Hüllen und mithin auch das Centralnervensystem blieben am längsten unversehrt. Im Innern des Körpers kranker Tiere beobachtete ich eine Menge von Flagellaten und außerdem große holotriche Infusorien, die wohl von den Krankheitserregern angezogen wurden.

Für das Studium der Geschlechtsorgane eignen sich am besten jüngere Tiere, da bei älteren durch das massenhafte Auftreten der Keimprodukte die Epithelverhältnisse sehr undeutlich werden. Während für die Beurteilung der ersten Entwicklungsstadien die Körperlänge einen ziemlich sichern Anhaltspunkt bietet, ist dies für die spätern Stadien und vor allem für das Eintreten der Reife nicht der Fall. Ich fand Tiere von 30 mm Länge, deren Gonaden noch sehr primitive Zustände aufwiesen, während bei andern von nur 18 mm Körperlänge die Gonaden mit Keimprodukten strotzend gefüllt waren. Im allgemeinen kann man sagen, daß bei dem Neapler Amphioxus die Reife viel früher eintritt als bei dem Helgoländer.

Zur Konservierung der Tiere wurden verschiedene Fixationsgemische angewandt. Herr Dr. Boeke im Helder hatte die Güte, mir einige von ihm und von Prof. Apáthy ausgearbeitete Fixiermethoden für Amphioxus anzugeben: Mit einer Lösung von 1% Sublimat und 4% Salpetersäure wird 24 Stunden lang fixiert und hierauf mit Wasser ausgewaschen, oder man fixiert mit einer Lösung von 6% Sublimat und 4% Salpetersäure 20 Stunden lang und wäscht mit 96% Alkohol aus. Nach einer zweiten Methode fixiert man mit einem Gemisch von 1% Osmiumtetraoxyd, 3—4% Wasserstoffsuperoxyd und 4% Sublimat 24 Stunden lang und wäscht mit Wasser aus. Beide Methoden gaben sehr gute Resultate, besonders

die zweite Abart der erstern Methode. Ganz vorzügliche Resultate lieferte die VOM RATH'sche Flüssigkeit und eine ihr ähnliche Mischung, nämlich BOVERI's Pikrineisessig und concentrierte Sublimatlösung (in 0,5% NaCl) zu gleichen Teilen. Auch ein Gemisch von Sublimat und 5% Essigsäure hat sich ausgezeichnet bewährt. Für reife Hoden wandte ich FLEMMING's starkes Gemisch an, das sich für diesen Zweck wohl am besten eignen dürfte. Ich benutzte auch einiges ältere Material, das leider mit dem Gemisch von PERÉNYI fixiert war, es war daher bloß für gröbere anatomische Untersuchungen zu brauchen.

Es wurden sowohl Totalpräparate wie auch Schnitte untersucht. Die erstern wurden nach der von BOVERI (8) angegebenen, bei NEIDERT u. LEIBER (41) genauer beschriebenen Methode angefertigt, nämlich indem man die Atrialwand, welcher die Gonaden ansitzen, durch einen etwa in der Höhe des vordern Winkels der Myosepta geführten Schnitt abtrennt.

Die Schnitte wurden in allen drei Hauptebenen geführt, doch sind Querschnitte die wichtigsten. Die Objekte wurden meist, wo die Methode es erlaubte, im Stück gefärbt, und zwar mit APÁTHY's Hämateïn I A, mit MAYER's Hämalaun oder mit GRENACHER's Borax-karmin. Die mit Hämateïntonerde gefärbten Objekte pflegte ich mit Ammoniumpikrat und Rubin nachzufärben (0,75 g Ammonpikr. und 0,25 g Rubin auf 100 ccm 10% Alkohol, die zur Überführung in Balsam benutzten Alkohole müssen mit Ammonpikrat gesättigt sein). Es ist dies eine von APÁTHY ausgearbeitete Methode; sie eignet sich vortrefflich zur Darstellung der histologischen Details und gelingt bei einiger Übung regelmäßig; vor der VAN GIESON'schen Methode hat sie den großen Vorteil, daß infolge der neutralen Reaktion des Ammonpikrats die Kernfärbung nicht leidet.

Die mit Karmin gefärbten Objekte wurden dann noch mit einer wässerigen Lösung von Indigkarmin und Pikrinsäure tingiert (auf 100 ccm Wasser 3 g Pikrinsäure und 0,3 g Indigkarmin; die Lösung ist unbegrenzt haltbar, ja sie wird mit der Zeit noch besser). Diese Methode kann nicht warm genug empfohlen werden; trotz ihrer Einfachheit — die Schnitte werden auf 2—3 Minuten in genannte Lösung gestellt, mit Wasser ausgewaschen und rasch durch Alkohol und Xylol oder Chloroform in Balsam übergeführt — gibt sie sehr klare Differenzierungen, die sich auch für gröbere anatomische Untersuchungen gut eignen; Bindegewebe und Stützsubstanz färbt sich blau in verschiedenen Nuancen, Muskeln gelb bis gelbgrün, Plasma und Blutgerinnsel grün bis orange, Kerne rot.

Außerdem wandte ich, wo es sich um Darstellung bestimmter Elemente handelte, auch ganz specielle Methoden an, wie Heidenhain's Eisenhämatoxylin, Mallory's Hämatoxylin, Weigert's Resorcinfuchsin u. a.

Was das Studium des Laichungsprozesses anlangt, so konnte ich auf Grund der zu diesem Zwecke in Neapel konservierten Tiere zu keinem befriedigenden Resultate kommen, da oft die einzelnen Gonaden eines und desselben Tieres die verschiedensten Befunde aufwiesen, was wohl auf die Art und Weise des Einsammelns der Tiere, die gerade inbezug auf die Entleerung der Geschlechtsprodukte äußerst empfindlich sind, zurückzuführen sein dürfte. Zu besonderm Danke bin ich daher Herrn Prof. Sobotta verpflichtet, der mir seine, gelegentlich seiner Untersuchungen über Eireifung und Befruchtung angefertigten Amphioxuspräparate in liebenswürdigster Weise zur Verfügung stellte.

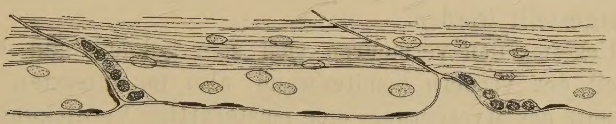
I. Die erste Entwicklung der Geschlechtsorgane.

Die erste Entwicklung der Geschlechtsorgane von Amphioxus hat bereits im Jahre 1892 Boveri (8) zum Gegenstande einer fast erschöpfenden Darstellung gemacht. Ich habe die ganze Entwicklung sorgfältig nachuntersucht und fand die Angaben Boveri's vollkommen bestätigt, so daß ich ihnen nur weniges hinzuzufügen habe.

Hatschek (20) fand bei einer Larve von 5 Kiemenspalten in dem untern Winkel der Muskeltaschen eine große Zelle, die er als Grenzzelle bezeichnet. Bei Tieren von 5 mm Länge entdeckte Boveri an derselben Stelle, also in dem ventralen Abschnitt der Somiten eine Reihe größerer Zellen. Bei der weitern Entwicklung stülpen sich diese Zellen in die Höhle des nächstvordern Somiten [1]) ein und bilden einen Zellenhaufen, welcher vom Epithel der $(n-1)$ Somitenhöhle umgeben ist und nur durch einen schmalen Streifen mit seiner Ursprungsstätte in Verbindung steht. Diese Zellhaufen stellen die spätern Geschlechtsorgane dar, ihre Bildungsstätte kann mithin als Gonotom bezeichnet werden. Boveri wies darauf hin, daß die Hatschek'sche Grenzzelle wahrscheinlich als eine Urgeschlechtszelle anzusehen ist, da sie in ihrer Lage genau den Keimdrüsenanlagen älterer Stadien entspricht.

1) Der Einfachheit halber will ich von nun an nach dem Vorgange Legro's den unmittelbar vor dem (*n*ten) Muttersomiten liegenden Somiten als den $(n-1)$ten bezeichnen.

Die jüngsten Tiere, die ich untersuchte, hatten eine Länge von 3 mm. Es fanden sich daselbst in dem untern Teil der Muskelsegmente 3—4 größere Zellen. Fig. 1 zeigt uns einen Querschnitt durch die untere Region eines derartigen Myotoms; es sind 3 Urkeimzellen getroffen. Ihre Kerne, die von einer Plasmamasse, welche Zellgrenzen nicht unterscheiden läßt, umgeben sind, haben schon alle Charaktere der Keimepithelkerne. Sie sind viel größer als die Kerne des übrigen Somitenepithels, von denen auf unserm Schnitt ein Muskelkern zu sehen ist. Auch die Kerne des Außenepithels sind bedeutend kleiner als die der Keimzellen, so daß letztere bei einer Durchmusterung der Serien sofort auffallen. Den untern Winkel des Somiten füllen die Zellen ganz aus. Sehr klare Flächenpräparate von einem ähnlichen Stadium bildet Boveri ab, dessen Fig. 3 ich hier wiedergebe. Die kubischen Urkeimzellen liegen



b a

Fig. A (nach Boveri).

(Fig. A *a*) im vordern untern Winkel des Muskelsegments. Die Größe der Kerne fällt hier nicht so auf, weil die übrigen Kerne des Myotomepithels und des darüber liegenden ektodermalen Epithels von der Fläche zu sehen sind. Während das Urkeimzellenlager ursprünglich auf dem Boden der Muskelkammer flach ausgebreitet liegt, richtet es sich später, wahrscheinlich infolge einer vertikalen Streckung der Muskelsegmente, allmählich auf und liegt schließlich fast ganz in dem untern Abschnitt der vordern Myotomwand (Fig. A *b*). Legen wir nun einen Querschnitt durch die Urkeimzellenregion, so kommen meist alle Zellen in einen Schnitt zu liegen, wie es uns Fig. 2, die von einem 4,5 mm langen Tier stammt, zeigt. Sie füllen noch immer den ganzen untern Winkel des Segments aus, welch letzteres in vertikaler Richtung bedeutend gewachsen ist. Von einer Gefäßversorgung der Gonaden ist auf diesem Stadium noch nichts zu sehen; auf meinen Präparaten konnte ich wenigstens in der Umgebung der Gonaden dieses Stadiums keine Gefäße nachweisen; es mag sein, daß die Gefäße infolge der Zartheit der Stützlamelle bei der Konservierung so geschrumpft sind, daß von ihnen

keine deutliche Spur mehr vorhanden war. Es ist aber auch möglich, daß die Nährflüssigkeit bei diesen kleinen Tieren einfach zwischen den Epithelien durchsickert und erst später infolge der stärkern Ausbildung der Stützlamelle gezwungen wird, sich an einzelnen Stellen, wo sie hauptsächlich Verwendung findet, wie z. B. an dem rasch sich vergrößernden Keimzellenlager, anzusammeln und größere Reservoire zu bilden. Diese Lacunen dürften dann, um einen regelrechten Blutwechsel zu ermöglichen, auf größere Strecken miteinander verschmelzen und so die Grundlage der Gefäße darstellen. Für diese letztere Annahme spricht die Tatsache, daß auf etwas ältern Stadien an den Gonaden größere Bluträume vorhanden sind, die nur durch schmale Verbindungslacunen untereinander communicieren. Ich will noch bemerken, daß die meisten Gefäße von Amphioxus, wie ich bereits an anderer Stelle (71) gezeigt, eines jeden „Endothels" entbehren, also durch einfache Gewebslücken dargestellt werden.

Die Urkeimzellen vermehren sich sehr schnell und bilden im untern Teil der vordern Somitenwand, also im untersten Abschnitt der Rückseite des Myoseptums, eine polsterartige Verdickung. Boveri gibt an, daß auch das an dieses Keimpolster angrenzende Epithel des nächstvordern Myotoms eine Veränderung erfährt, indem es zu kubischen Zellen ausgebildet wird. Auch ich traf in einigen Präparaten eine derartige Verdickung an, es dürfte sich wahrscheinlich um eine Ansammlung von Zellen handeln, welche, wie wir später sehen werden, überall dort zu beobachten ist, wo die beiden Lamellen einer Epithelfalte einander sehr genähert sind.

Indem sich das Keimpolster sehr stark verdickt, wird es allmählich gegen die nächstvordere Somitenhöhle vorgewölbt. Es erfolgt anfangs keine eigentliche Einstülpung, sondern die Keimzellen schieben sich längs der medialen Myotomwandung nach vorn. Die Schemata Fig. B sollen uns diesen Vorgang erläutern. Bei dem weitern Wachstum erfolgt jedoch keine Vorschiebung mehr, sondern der Zuwachs des Keimepithels stülpt sich direkt in die ($n-1$) Myotomhöhle ein; außerdem schnürt sich der Keimballen von seinem Mutterboden ab und entfernt sich zugleich von demselben.

Während sich für das Studium der allgemeinen Formverhältnisse dieser Stadien Flächenpräparate am besten eignen, geben uns Schnittpräparate Auskunft über die Lageverhältnisse der Keimzellen zu den benachbarten Gebilden. In Fig. 3 sind drei aufeinanderfolgende

Schnitte durch eine Gonade dieses Stadiums dargestellt. Vergleicht man Fig. 3a mit Fig. 2, so unterscheiden sich die beiden Schnitte auf den ersten Blick sehr wesentlich voneinander. Dieser anscheinend

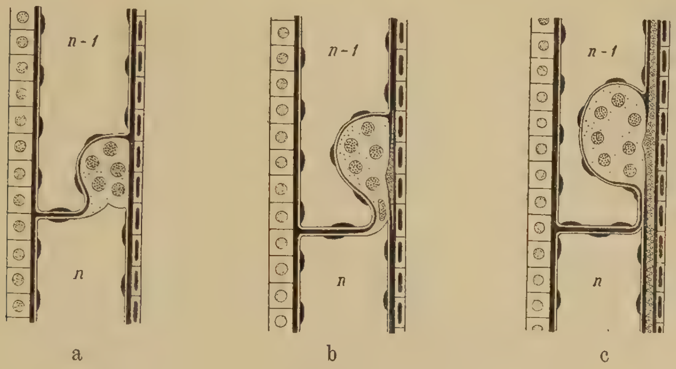


Fig. B.

bedeutende Unterschied der beiden Querschnitte ist dadurch bedingt, daß die Keimzellen, wie es sich aus einem Vergleich mit Totalpräparaten ergibt, als Ganzes vorgeschoben werden, sie scheinen daher auf einem Querschnitt schon ganz frei in der (*n—1*) Somitenhöhle zu liegen, obschon sie mit ihrem Mutterboden noch in Verbindung stehen. In Fig. 3a sind die Keimzellen noch zum Teil im Zusammenhang mit dem Myoseptum; seitlich davon befindet sich die schon ziemlich dicke Stützlamelle; sie zeigt einen Spaltraum, der sich längs der ganzen medialen Wand verfolgen läßt, das Gefäß. Diesem Abschnitt der Stützlamelle liegt das Keimepithel direkt auf, doch ist diese Stelle auf unserm Bilde schon ziemlich schmal, da sich der Keimballen in seiner hintern Partie abzuschnüren beginnt. Ein Schnitt (*b*) weiter vorn zeigt uns den Keimballen noch mit einer ziemlich breiten Strecke der medialen Stützlamelle ansitzen, und dasselbe ist auch in dem dritten Schnitt (*c*) der Fall. Die Kerne des Keimepithels haben an Größe noch zugenommen, außerdem sind sie auch untereinander in der Größe verschieden, was zum Teil bereits als eine Differenzierung aufgefaßt werden kann, die wie wir sehen werden, später eine große Rolle spielt.

Noch instruktiver als Querschnitte sind frontale Längsschnitte, wie sie die Fig. 4 wiedergibt. Auch dies sind zwei aufeinander folgende Schnitte und zwar ist *a* der höhere, *b* der nächst tiefere

Schnitt; sie stammen von einem 7 mm langen Tier. Was im Bilde unten ist, ist bei dem Objekt hinten, so daß also unser Präparat die linke Körperwand darstellt. Dieses Stadium entspricht genau dem in Fig. 3 abgebildeten. Es handelt sich auch hier um einen Keimepithelballen, der von unten her von dem (*n*—*1*) Myotomepithel umwachsen wird. Der Schnitt *a* zeigt uns deutlich, wie innig das Keimepithel mit dem Gefäß zusammenhängt. Da das Gefäß nicht ganz horizontal verläuft, ist es nicht seiner ganzen Länge nach getroffen; ebenso wie es sich nach vorn fortsetzt, hat man es sich auch nach hinten fortgesetzt zu denken; wo es an das Keimepithel angrenzt, ist es erweitert. Das Keimepithel steht in seiner obern Region (also im Schnitt *a*) noch in Verbindung mit seinem Mutterboden, während sich weiter unten (*b*) das Myotomepithel zwischen den Keimballen und das Myoseptum eingedrängt hat. Auch ragt der Keimzellenballen schon ziemlich weit frei in die Myotomhöhle vor. Einige Zellen haben sich bereits zu typischen Urkeimzellen umgebildet, ihre Kerne zeichnen sich durch einen größern Nucleolus aus.

Die beiden geschilderten Prozesse, einerseits die Einstülpung des rasch sich vergrößernden Keimepithelballens in die (*n*—*1*) Somitenhöhle, andrerseits die Abschnürung von seinem Mutterboden schreiten immer weiter fort. Von dem ursprünglich direkt an die Muttersomitenhöhle angrenzenden Abschnitt des Keimzellenballens bleibt schließlich ein ganz schmaler Strang übrig (vgl. Fig. B *b*), welcher uns den Weg anzeigt, den die Keimzellen bei ihrer Verschiebung in die (*n*—*1*) Somitenhöhle zurückgelegt haben. In der Seitenansicht imponiert dieser Strang als eine Art Stiel, weshalb man ihn auch so genannt hat. Es sei gleich hier bemerkt, daß er bald ganz rückgebildet wird. Von dem Stiel ist aber wohl zu unterscheiden die mediale Partie der Gonade, welche der Stützlamelle unmittelbar aufliegt. Die dieser Fläche entsprechende Partie der Stützlamelle ist, wie aus den Schemata Fig. B hervorgeht ein Teil der Wandung des *n*ten Somiten, denn dieser Teil der Stützlamelle ist mit den ihm ansitzenden Keimzellen nur nach vorn vorgewachsen und ist erst später durch eine einwachsende Falte des (*n*—*1*) Somitenepithels scheinbar von einem Muttersomiten getrennt worden, so daß er als ein Teil der medialen Stützlamelle des (*n*—*1*) Somiten imponiert. Die erwähnte mediale Fläche des Keimballens dürfte wohl auch zur Befestigung der Gonade an die mediale Wand dienen, vor allem jedoch der Aufnahme der Nahrungsflüssigkeit, denn die Stützlamelle birgt das Längsgefäß. Nach dem Vorgange

von NEIDERT und LEIBER wollen wir diese Anheftungsstelle der Gonade als Nabel bezeichnen.

Das Verhalten des Stieles zeigen uns besonders deutlich Totalpräparate, wie das in Fig. C (fig. 9 von BOVERI) dargestellte. Der Nabel ist hier nicht näher abgegrenzt, er dürfte wohl der ganzen sichtbaren Fläche der Gonade entsprechen. Ein Schnitt, der diesem Stadium entsprechen dürfte, ist in Fig. 5 abgebildet. Das Gefäß hat sich bereits ziemlich vergrößert, es nimmt fast die ganze mediale Fläche der Gonade ein. Der Stiel wird durch einige Zellen dargestellt, welche sich seitlich von dem Gefäß nach oben erstrecken und das Keimepithel mit seiner Bildungsstätte verbinden. Die Zahl

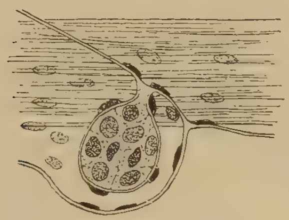


Fig. C (nach BOVERI).

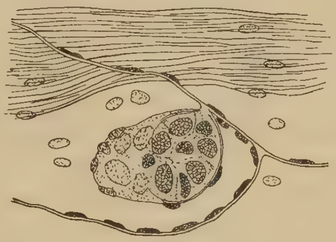


Fig. D.

der bereits differenzierten Keimzellen ist noch sehr gering. Ein etwas weiter forfgeschrittenes Stadium zeigt uns Fig. 6, sie stammt von einer vordern Gonade eines Tieres von 12 mm Länge. Hier sind 6 Keimzellen auf einem Querschnitt zu sehen. Der Stiel hat sich nur wenig verändert; das Myoseptum, mit dem er sich verbindet, ist hier etwas schräg getroffen, weshalb es sehr breit aussieht. Ein diesem Stadium ungefähr entsprechendes Totalpräparat ist in Fig. D wiedergegeben. Ein großer Teil der medialen Fläche des Keimzellenballens ist vom (*n—1*) Somitenepithel überzogen; dieser Abschnitt ist durch einen etwas blassern Ton markiert, wie er sich eben bei hoher Einstellung des Tubus präsentiert, während der Nabel sehr deutlich seine Elemente unterscheiden läßt. Der „Stiel“ ist hier sehr kurz und schmal, es handelt sich um eine direkte Abschnürung des Keimepithelballens von seinem Mutterboden.

Dieses inbezug auf das Geschlecht noch ganz indifferente Entwicklungsstadium der Keimdrüse läßt demnach folgende Teile unterscheiden: Einen Klumpen von Urkeimzellen, welche sich sowohl durch die Größe des Kerns, wie auch durch den Reichtum

an Plasma vor den übrigen Zellen mesodermaler Herkunft auszeichnen; ihre Zahl dürfte sich rund auf 10 belaufen. Dieser Keimzellenballen ist in der Regel ganz solid, läßt also keine Höhle unterscheiden. In seiner hintern Region hängt der Keimzellenballen mittelst einiger kleinerer Zellen, welche den sogenannten Stiel darstellen, mit seiner Bildungsstätte zusammen. Der größte Teil der Oberfläche des Keimballens ist von dem Epithel des Somiten, in den er sich eingesenkt, überzogen; an einzelnen Stellen sind unter diesem Epithel noch Spuren einer Stützlamelle nachzuweisen, welche auf den Teil des Myoseptums, der mit eingestülpt wurde, zurückzuführen ist. An einer Stelle, an dem sogenannten Nabel, grenzt der Keimballen unmittelbar an die mediale Stützlamelle, welche das Blutgefäß beherbergt.

Die Beziehungen zwischen Stiel und Nabel hat Legros (32) schon geahnt, doch hielt er, wie seinen Worten zu entnehmen, den Stiel für ein ringsum von (*n—1*) Somitenepithel umgebenen Strang, er meint nämlich: „Par un mécanisme, que nous n'exposerons pas ici, le hile (d. i. der Stiel) de la glande subit un leger déplacement, tel qu'il passe de la paroi postérieure à la paroi interne du sac génital.“ Ein solcher Mechanismus wäre allerdings schwer denkbar.

Was die Anordnung der Keimballen und den Zeitpunkt ihrer Ausbildung anlangt, habe ich noch einiges nachzuholen. Die Keimzellen kommen jederseits in ca. 25 Myomeren zur Ausbildung und zwar sind es das 9. oder 10.—34. resp. 35. Segment, welche hier in Betracht kommen. Von diesen 25 Segmenten zeigen die mittlern inbezug auf das Auftreten der Keimstättenverschiebung so ziemlich die gleichen Verhältnisse. Die vordersten und die hintersten bleiben hingegen in der Entwicklung weit zurück, so daß sie oft noch sehr primitive Befunde aufweisen, während die mittlern Gonaden schon geschlechtliche Charaktere hervortreten lassen; dies erleichtert wesentlich die Unterscheidung der Geschlechter bei noch ziemlich indifferenten Stadien, denn die Entwicklungsprozesse verlaufen bei den zu äußerst liegenden Gonaden genau in der Art, wie bei den mittlern, nur daß sie mit einer großen Verspätung eintreffen. In den mittlern Somiten tritt die Vorschiebung des Keimzellenpolsters auf einem Stadium auf, das durch eine Körperlänge von ca. 6 mm gekennzeichnet wird. Die Abschnürung des Keimballens von seiner Bildungsstätte und die Bildung des Stieles beginnt bei Tieren von 7 mm Länge und erreicht bei Tieren von ca. 10 mm ihre typische Ausbildung, wie sie oben geschildert wurde.

Die Stadien, die wir betrachtet haben, stellen kompakte Ballen von Keimzellen dar; trotzdem sind die Zellen nicht regellos durcheinander geworfen, sondern sie zeigen eine ganz bestimmte Anordnung: jeder centrale Schnitt trifft mindestens zwei einander gegenüberliegende Zellen. Auch der Stiel ist kein einfacher Zellenstrang, sondern fast jeder Schnitt, der ihn der Länge nach trifft, zeigt uns zwei Zellreihen, deren Elemente zwar sehr schmal und langgestreckt sind, aber gewöhnlich sich doch deutlich unterscheiden lassen. Betrachten wir Fig. 18 oder Fig. 19, so können wir leicht erkennen, wie sich zwei Zellenreihen im Stiel aneinander schmiegen, sie grenzen sich gegenneiander scharf ab. Auch die einander gegenüberliegenden Keimzellen sind voneinander durch eine dunkel sich färbende Scheidewand getrennt. Fig. 6 zeigt uns eine derartige Gonade. Auf einem spätern Stadium (8—11 mm) entsteht an der Stelle, wo diese Zellgrenze so scharf hervortritt, eine Höhle, indem die Zellen auseinander weichen. Diese Höhle kann im Stiele ziemlich weit hinauf reichen; Bilder, wie sie uns Fig. 19 und 20 wiedergeben, lassen es möglich erscheinen, daß sich die Höhle durch den ganzen Stiel erstreckt, so daß sie mit der Höhle des Muttersomiten communiciert. In einem Falle konnte ich eine solche Communication auf einem Totalpräparat mit voller Sicherheit feststellen. Fig. E stellt uns diese Gonade dar. Von der Hinterfläche des Keimballens sehen wir in denselben sich einen schmalen Spalt fortsetzen, um welchen die Kerne sehr regelmäßig angeordnet sind. Es handelt sich also um eine wirkliche Einfaltung der Keimzellenleiste. Die Keimhöhle ist demnach als ein Derivat der Muttersomitenhöhle aufzufassen.

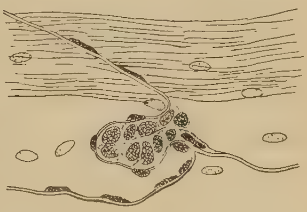


Fig. E.

Es scheint jedoch, daß in andern Fällen die Anlage der Keimdrüse vollkommen solid ist; doch dürfte die besprochene Art der Einstülpung wohl als die primitivere aufzufassen sein.

Diese Tatsache läßt vielleicht die Deutung zu, daß die Gonaden ursprünglich einfache Blindsäcke der Somiten waren, so daß die reifen Keimprodukte zunächst in die Muttersomitenhöhle entleert wurden, um von dort erst nach außen zu gelangen.

II. Entwicklung der Hoden bis zum Eintreten der Reife.

Bis zu dem Auftreten einer Höhle in dem Keimballen, resp. bis zu ihrer weitern Entfaltung, sind die Gonaden noch völlig indifferent. Auch die Art des Auftretens der Genitalhöhle ist bei beiden Geschlechtern genau die gleiche. Die weitere Ausbildung dieser Höhle schlägt jedoch je nach dem Geschlecht eine verschiedene Richtung ein, die es uns ermöglicht, schon auf diesen frühen Stadien die Geschlechter auseinander zu halten. Während uns für die ersten Entwicklungsstadien der Gonaden die Körperlänge einen ziemlich sichern Anhaltspunkt gewährt, ist dies nach dem Auftreten der Genitalhöhle nicht mehr der Fall. Die Differenzierung der Genitalhöhle selbst vollzieht sich bei Tieren von 7—12 mm Länge. Im allgemeinen scheint sich bei weiblichen Gonaden die Höhle etwas früher zu entfalten als bei Männchen; während ich in einem Falle schon bei einem Tier von 7 mm Länge eine Genitalhöhle mit ausgesprochen weiblichem Charakter angelegt fand, konnte bei Männchen erst auf einem Stadium von ca. 10 mm Körperlänge ein Keimspalt konstatiert werden.

Charakteristisch für männliche Gonaden dieses Stadiums ist der fast vollkommene Mangel an indifferenten Zellen; die meisten Elemente sind zu großkernigen Urkeimzellen umgebildet. Wie uns Fig. 7, die eine Gonade dieses Stadiums darstellt, zeigt, tritt im Innern des Keimballens ein Spalt auf; er ist anfangs kaum länger als der Durchmesser einer Keimzelle, bei dem weitern Wachstum nimmt er infolge des Auseinanderweichens der Zellen an Umfang zu (Fig. 8). Er wird ringsum von Keimzellen begrenzt, eine Verdünnung der Wand an irgend einer Stelle ist nicht vorhanden. Vergleichen wir Fig. 7 mit Fig. 6, so sehen wir, daß die Urkeimzellen die indifferenten Keimballenelemente an Größe übertreffen. Die Form der Urkeimzellen, welche durch die Bildung der Höhle eine einschichtige Anordnung angenommen haben (Fig. 8, 9), ist eine kubische. Wo es sich um eine solide Anlage des Keimballens handelte, scheinen die Zellen miteinander sehr innig verbunden gewesen zu sein, denn nach ihrem Auseinanderweichen bleiben noch einige plasmatische Brücken bestehen, welche den Spaltraum durchsetzen (Fig. 8). Die Zellgrenzen sind sehr deutlich zu erkennen, sie färben sich mit Rubin intensiv rot. Die Kerne der Urkeimzellen sind sehr hell und zeichnen sich durch ein deutliches Chromatinnetz

aus. Gewöhnlich befindet sich im Centrum ein größerer Nucleolus. Außer den großkernigen Zellen sind auch einige wenige Zellen mit kleinern spindeligen Kernen zu unterscheiden. Auf spätern Stadien (Fig. 9, 10) treten sie jedoch ganz zurück. Solange der Stiel erhalten bleibt, besteht er auch aus Zellen mit ähnlichen spindeligen Kernen. In Fig. 7 ist er sehr gedrungen und kurz; an seinem obern Rande läßt er einen feinen Spalt erkennen, der vielleicht auf eine Einfaltung, wie ich sie oben auseinandergesetzt, schließen läßt. In Fig. 8 und 9 ist der Stiel nur durch wenige Kerne vertreten, eine Kontinuität mit dem Muttersomitenepithel ist nicht mehr nachzuweisen. In Fig. 10 ist noch eine größere Zahl von Kernen oberhalb der Gonade zu sehen, es dürfte sich um die letzten Reste der Stielzellen handeln, die in dem Epithel des ($n-1$) Somiten aufzugehen scheinen.

Der Nabel, das ist also die Stelle, wo das Keimepithel an den Blutraum und an die mediale Stützlamelle grenzt, vergrößert sich anfangs sehr wenig; auf einem Querschnitt wird er durch die Basis zweier kleiner oder einer größern Zelle dargestellt. In Fig. 7 ist das Gefäß ausnahmsweise sehr weit, was nicht ganz typisch ist; es scheint sich um eine lokale Erweiterung zu handeln, denn weiter hinten hatte das Gefäß wieder die normale Weite wie etwa in Fig. 6. Das Bild zeigt aber deutlich, daß das Keimepithel in einem gewissen Bereich (Nabel), direkt an die Gefäßhöhle angrenzt. In Fig. 8 ist dies nicht so klar zu sehen, weil die Füllung des Gefäßes, was leider gar zu oft der Fall, sehr schwach gewesen sein dürfte, wir sehen jedoch, daß zwei Keimzellen unmittelbar an die mediale Stützlamelle angrenzen. Die Gonade Fig. 9, die sich dorsoventral sehr gestreckt hat, zeigt im wesentlichen dieselben Verhältnisse; das Gefäß reicht bis zum untern Nabelrande, oben setzt es sich in unserm Schnitt in eine Quervene fort, es sind dies ableitende Gefäße, welche das Genitalgefäß mit den Darmvenen verbinden (vgl. Lit. 71). Einen großen Fortschritt inbezug auf Gefäßversorgung zeigt uns Fig. 10. Das Keimepithel, mit dem bisher das Blut nur am Nabel in Berührung getreten war, hat nun ein eignes Blutgefäßnetz erhalten, welches die ganze Gonade umspannt. Ein eigentlicher Gegensatz besteht zwischen den Stadien der Fig. 9 u. 10 allerdings nicht. Auch auf dem Stadium der Fig. 9 gibt es offenbar kleinere Gewebsspalten, durch welche das Blut durchsickert, es ist auch möglich, daß im Leben größere Bluträume vorhanden waren, die aber verstrichen sind. Sobald nun das Wachs-

tum der Gonade außer in der Längsrichtung auch in die Breite zuzunehmen beginnt und somit ihr Volumen bedeutend vergrößert wird, wird auch die Blutversorgung eine ergiebigere; die feinen Gefäßspalten erweitern sich zu größern Bluträumen, so daß das ganze Keimepithel von einem fast kontinuierlichen Blutmantel umgeben wird. Entsprechend der reichern Blutversorgung der Gonade nimmt auch der Nabel an Größe zu. Ein Schnitt durch die hintere Region derselben Gonade (Fig. 10 *b*) zeigt uns, daß der Nabel, der ursprünglich die hinterste Partie der Gonade einnahm, mehr gegen die Mitte gerückt ist.

Der Überzug der Gonade, der durch das (*n*—*1*) Somitenepithel dargestellt wird, verdünnt sich mit dem Wachstum der Keimdrüse allmählich. Er enthält wenige platte Kerne, die sich sehr intensiv färben. Während dieses „viscerale" Blatt, wie wir es auch nennen können, anfangs den Keimzellen innig aufliegt, hebt es sich später (Fig. 10) von denselben ab, indem zwischen die beiden Epithelien Blut eindringt. An der medialen Fläche der Gonade unterhalb des Nabels zeigt dieses Überzugsepithel eine Differenzierung, die besonders auf ältern Stadien scharf hervortritt. Wie wir in Fig. 8 sehen können, liegt an der erwähnten Stelle das „viscerale" Blatt dem „parietalen" Blatt, in welches es sich an der untern Nabelgrenze umschlägt, so innig an, daß diese Epithelfalte als eine solide Bildung imponiert. Die Kerne dieses Epithelkeiles sind größer und heller als die übrigen Somitenepithelkerne, auch zeigen sie ein deutliches Chromatingerüst. Diese Differenzierung des Somitenepithels wird mit der weitern Entwicklung immer deutlicher, auch vermehren sich die Kerne des Epithelkeiles sehr rasch. Wie uns Fig. 10 *b* zeigt, hat das Somitenepithel auch seitlich vom Nabel den Charakter der Zellen des Epithelkeiles angenommen. Das Plasma dieser Zellen ist sehr gelockert. Die Bindesubstanzlamelle, welche diese Zellen vom Keimepithel trennt, macht vielfach den Eindruck, als ob sie zwischen die Keimzellen einwuchern würde, an der Basis der Zellgrenzen der letztern sind nämlich bindesubstanzartige Differenzierungen zu erkennen.

Vergleichen wir Fig. 9 mit Fig. 10 *a* und *b*, so können wir noch einen großen Unterschied feststellen. In Fig. 9 befindet sich die Gonade in einer Höhle, welche in ihrem obern Teil auch den Muskel beherbergt, es ist dies eben die (*n*—*1*) Somitenhöhle, in Fig. 10 hingegen trennt eine breite bindegewebige Wand die Höhle, in der die Gonade liegt, von der Muskelhöhle — der Teil der (*n*—*1*) Somiten-

höhle, in dem sich die Gonade eingestülpt hatte, hat sich von der übrigen Höhe abgekammert und stellt nun einen eignen Cölomabschnitt, die sog. Genitalkammer, dar. Den Prozeß der Genitalkammerbildung hat Boveri (8) eingehend untersucht; es bildet sich nämlich oberhalb der Gonade in der medilalen Gonotomwand eine schräg von hinten oben nach vorn unten verlaufende Falte, welche gegen die laterale Myotomwand vorwächst und sich mit derselben verbindet.

Betrachten wir die Lage der Hoden zu den übrigen Organen, so sehen wir, daß sie infolge der vertikalen Ausdehnung der Myotome ventralwärts rücken. Ursprünglich über dem Bauchmuskel gelegen (Fig. 6), sind sie allmählich in die Höhe des Bauchmuskelursprunges gelangt, die einwachsende Genitalkammerscheidewand trifft daher die laterale Myotomwand knapp über dem Bauchmuskelursprung.

Was die äußere Form der Hoden dieses Stadiums anbetrifft, so unterscheiden sie sich sehr wenig von den primitivern Stadien, sie treten als kuglige Gebilde hervor, welche die untere Partie der Somiten einnehmen. Im Laufe der Entwicklung haben sie sich von ihrer Bildungsstätte bedeutend entfernt. Stiele sind ab und zu noch als dünne Stränge sichtbar, meist sind sie jedoch bereits vollkommen verschwunden, wovon wir uns schon an Schnittpräparaten überzeugt haben. Das Gefäß, welches bei frühern Stadien infolge der Durchsichtigkeit der Stützlamelle in Totalpräparaten nicht nachzuweisen war, tritt jetzt schon deutlich als ein längsverlaufendes Band hervor. An der Bildung der Genitalkammer scheint sich auch der zu den betreffenden Somiten gehörige Visceralnerv zu beteiligen. Diese Nerven, welche bekanntlich zum Darm treten, müssen nämlich infolge der Bildung des Peribranchialraums einen großen Umweg machen, um zu ihrem Endorgan zu gelangen. Sie verlaufen an der Außenseite der Somiten nach unten und biegen an dem untern Rande desselben um, um an dem Skleralblatt nach oben zu ziehen. An dieser Umbiegungsstelle, also an dem untern Rande des Somiten kommt es zu einer Einschnürung des letztern, indem offenbar der Nerv dem Somiten bei seinem Wachstum nicht rasch genug folgen kann. Diese Einschnürung bringt es mit sich, daß die eingestülpte Gonade meist in eine Tasche zu liegen kommt, die jedoch nach oben gegen die Somitenhöhle zu noch offen ist. Durch die oben beschriebene Faltenbildung wird sie dann von der letztern vollkommen abgeschnürt. Später dehnt sich die Genitalkammer selbständig weiter

aus; der Nerv senkt sich ganz in dieselbe ein, so daß er meist frei durch ihre Höhle verläuft. Einzelne Nerven kommen auch in das Myoseptum zu liegen, wie es z. B. in Fig. 9 der Fall ist.

Wir haben gesehen, daß sich auf einem Stadium von ca. 14 mm Körperlänge im Bereiche der Keimdrüse zwei wichtige Veränderungen vollziehen, einerseits die Bildung der Genitalkammer, andrerseits die Differenzierung des Blutmantels der Gonade.

Bald kommt noch eine dritte Bildung hinzu. An dem oben erwähnten Epithelkeil spielen sich nämlich bemerkenswerte Vorgänge ab. Schon auf sehr primitiven Stadien haben die Zellen des Epithelkeils die Neigung Bindesubstanz zu bilden, denn offenbar müssen sie als Bildner der Stützlamelle aufgefaßt werden, welche sie von dem Keimepithel trennt, da die Basis der Keimzellen an andern Stellen nur eine ganz dünne Tunica propria aufweist, mithin also die Stützlamelle nicht von diesen erzeugt wird. Fig. 11—13, welche von verschiedenen Gonaden eines Tieres von 18 mm Länge stammen, sollen uns die Vorgänge, die sich am Epithelkeil vollziehen, erläutern. Fig. 11 zeigt uns, daß die Zellen des Epithelkeils, die sich stark vermehrt haben, auch innerhalb des letztern selbst Bindesubstanz abzusondern beginnen. Der obere Abschnitt des Epithelkeils stellt bereits ein Gewirre von Fasern dar. Die epitheliale Anordnung der Zellen ist schon völlig verwischt; ein Zellkörper ist nicht deutlich zu erkennen, er wird durch Fibrillen, welche um die Kerne gelagert sind, vertreten. Diese Tatsache spricht dafür, daß die faserige Bindesubstanz aus dem Plasma selbst und nicht etwa aus irgend einer extracytären Grundsubstanz ihren Ursprung nimmt. Es handelt sich hier um echte collagene Bindesubstanz, die sich mit Rubin lebhaft rot färbt; von der collagenen Bindesubstanz der Cranioten weicht sie allerdings in ihrer Struktur ab, indem sie viel zarter und feiner ist und eine filzige Beschaffenheit aufweist. Doch lassen sich einige Faserzüge unterscheiden; an den Grenzflächen des Epithelkeils verlaufen die Fasern longitudinal, im Innern zeigen sie größtenteils eine quere Anordnung. Im mittlern Bereich des Epithelkeils beginnt, wie uns Fig. 12, welche den untern Abschnitt eines Querschnitts einer linken Gonade darstellt, zeigt, die Bindesubstanz zwischen die Keimepithelzellen zu wuchern. Die Durchwachsung schreitet immer weiter fort, bis es schließlich (Fig. 13) zur Bildung eines bindegewebigen Polsters kommt, welches die Anlage eines spätern Organs der Gonade darstellt, das als Narbe bezeichnet wird. Dieser Durchwachsungsprozeß kann verschieden gedeutet

werden. Man kann entweder annehmen, daß es sich um keine eigentliche Durchwachsung des Keimepithels handelt, sondern, daß die Keimzellen von dem Bindegewebe verdrängt werden und ihm seitlich ausweichen. Doch lassen die Beobachtungen noch eine andere Annahme zu, nämlich, daß die Keimepithelzellen des betreffenden Bezirks von dem Bindegewebe ganz umschlossen werden und sich selbst in Bindegewebszellen umwandeln. So wenig wahrscheinlich diese letztere Annahme an sich auch sein mag, so scheinen mir Bilder wie Fig. 12 und 13 doch sehr dafür zu sprechen. In Fig. 12 können wir z. B. gar nicht angeben, wo das Bindegewebe aufhört und wo das Keimepithel anfängt und dasselbe ist auch in Fig. 13 der Fall. Die beiden länglichen Kerne im obern Teil der Narbe in der letztern Figur dürften wohl dem Keimepithel zuzurechnen sein, denn sie lassen noch eine epitheliale Anordnung erkennen, sie haben sich jedoch von dem übrigen Keimepithel getrennt, so daß es sehr wahrscheinlich ist, daß sie in der Narbe aufgehen werden. Für die Annahme einer Beteiligung des Keimepithels an der Narbenbildung sprechen auch die Befunde bei ältern Tieren; denn wie wir sehen werden, geht in reifen Gonaden das Keimepithel ganz kontinuierlich in die Narbe über, so daß ich anfangs annahm, die Narbe entstände allein aus dem Keimepithel. Wie uns Fig. 13 zeigt, ist die Bindesubstanzbildung besonders reichlich in der Narbe, während der übrige Teil des Epithelkeils in dieser Beziehung keine weiteren Fortschritte macht. Die Narbe grenzt sich später von dieser Partie des Epithelkeils durch Bildung einer dicken Lamelle ab, man könnte direkt von einer Abkapselung sprechen. Die Keimhöhle ist in unserer Figur scheinbar wenig entwickelt, was seinen Grund darin hat, daß es sich um einen Schnitt handelt, der nicht durch den Nabel gelegt ist; in der Nabelebene haben nämlich die Gonaden ihren größten Umfang. Die erwähnte „Abkapselung“ ist in Fig. 14 und 15, welche uns Narben eines Helgoländer Exemplars von 25 mm Länge darstellen, bereits ganz vollzogen. Das Tier ist leider mit Perény'scher Flüssigkeit getötet worden, weshalb die feinern Strukturen infolge von Blähungen gelitten haben, immerhin sind aber die Verhältnisse der Stützlamelle, dank der Widerstandsfähigkeit der Bindesubstanz, zu erkennen. Man beachte, daß die Vergrößerung um $^1/_3$ schwächer ist als in den vorhergehenden Figuren, weshalb die Narben scheinbar kleiner sind als in Fig. 13. In Fig. 14 können wir an der Narbe eine centrale Zone von einem peripheren Bereich unterscheiden. Die Zellen der

peripheren Zone gruppieren sich derart um die centralen Zellen, daß sie in einem Kreise um dieselben gelagert sind, wovon man sich durch das Studium von Serienschnitten überzeugen kann. Flächenpräparate eignen sich dagegen zu diesem Zwecke sehr wenig, weil infolge der starken Färbbarkeit des Keimepithels Narbenzellen nicht deutlich genug hervortreten. Die peripheren Zellen scheinen mehr Bindesubstanz zu bilden als die centralen, denn bei ältern Narben wird die centrale Zone von der peripheren wallartig überragt. In Querschnitten ist daher im Centrum der der Keimhöhle zugekehrten Seite der Narbe eine Einsenkung zu bemerken (Fig. 15). Auf die weitere Ausbildung der Narbe komme ich in einem spätern Kapitel zu sprechen.

Die fernere Entwicklung der Hoden besteht in einem Wachstum nach allen Richtungen, so daß die Formverhältnisse, wie ich sie oben geschildert, im allgemeinen gewahrt bleiben. Nach oben nimmt das Wachstum allerdings etwas rascher zu als in den andern Richtungen, so daß das Gefäß bald von der Gonade überragt wird. Der Nabel bekommt auf diese Art auch inbezug auf die vertikale Ausdehnung der Gonade eine centrale Stellung. Der Blutmantel ist durch eine Flächenausdehnung der Lacunen fast kontinuierlich geworden, gesonderte Blutbahnen lassen sich daher an der Oberfläche der Gonade nicht unterscheiden (Fig. 16). Das Keimepithel läßt zweierlei Zellen erkennen: größere, kubische mit großen, hellen Kernen, und kleinere, schmale, mit kleinen sich dunkel färbenden Kernen. Letztere alternieren meist mit den erstern und zwar sind sie zwischen die erstern eingekeilt, ihre Kerne liegen gegen die Keimhöhle zu.

Der Narbe gegenüber, also in der lateralen Wand des Gonadensäckchens tritt eine Epithelverdickung auf. Die Zellen sind hier fast alle von dem kleinen Typus, wenigstens ihre Kerne erinnern sehr an die Zellen dieser Gattung. Das Plasma der Zellen der verdickten Epithelpartie zeigt im Innern helle, gelbe Körnchen, welche Excrete darstellen, ich nenne daher diese Epithelwucherung Excretleiste (vgl. Kapitel V).

Eine typische Gonade dieses Stadiums ist in Fig. 16 (*a* und *b*) dargestellt; *a* ist ein Schnitt durch die Mitte des Nabels, *b* durch die Mitte der Narbe, er liegt hinter *a*, denn die Narbe hat meist eine excentrische Lage am hintern Rande der Keimdrüse. In *a* sehen wir die weite Einmündungsstelle der Gonadenlacune in das Gefäß; unterhalb des letztern liegt das Keimepithel direkt dem Skleral-

blatt auf, die Narbe ist nämlich hier in ihrer äußersten Peripherie getroffen. Oberhalb der Narbe und medial von dem absteigenden Ast des Gefäßes ist ein länglicher Raum (*r*), der von Epithel ausgekleidet ist; es handelt sich hier um eine Falte, oder besser gesagt, um einen Recessus des Kammerepithels, welcher auf das bei der Narbenbildung oberhalb der Verwachsungsstelle des Kammer- und des Keimepithels übrig gebliebene Epithel zurückzuführen ist; der Recessus communiciert nach vorn zu mit dem Kammerraum. In *b* sehen wir die Narbe getroffen, die sich bereits scharf abgegrenzt hat von dem Kammerepithel; die kleinen Zellen des Keimepithels gehen in das Narbengewebe kontinuierlich über. Die Form dieses Hodens ist eine ganz typische, man könnte sie wegen ihrer Regelmäßigkeit direkt eine schematische nennen. Auf diese Grundform lassen sich alle spätern bei dem Eintreten der Reife stattfindenden Differenzierungen zurückführen, die definitiven Formverhältnisse sind also auf unserm Stadium erreicht; es handelt sich ja um ein ziemlich großes Tier von 32 mm Körperlänge.

Der unmittelbar vor der Reife stehende Hode läßt nach dem Gesagten folgende Teile unterscheiden: das Keimepithel bildet ein längliches Säckchen, welches an zwei Stellen mit der Stützlamelle des Skleralblattes verbunden ist; an der einen Stelle tritt das Blut zu dem Keimepithel, es ist dies der Nabel, an der andern Stelle, welche unterhalb des Nabels und nach hinten von ihm liegt, befindet sich ein bindegewebiges Polster, die Narbe. Der letztern gegenüber liegt eine Verdickung des Keimepithels, die Excretleiste. An seiner Außenseite wird das Keimepithel von dem Blut, welches an dem Nabel eingetreten ist, umspült; die äußere Begrenzung dieses Blutmantels ist das den Hoden überziehende, also gleichsam „viscerale“ Blatt des Genitalkammerepithels. Oberhalb des Nabels einerseits und unterhalb der Narbe andrerseits schlägt sich dieses „viscerale“ Blatt in das „parietale“ um, welches die Genitalkammer auskleidet. Zwischen der Narbe und dem Nabel finden sich oft recessusartige Einfaltungen des Kammerepithels. Die Genitalkammer grenzt medial an das Peribranchialraumepithel, lateral unten an den Bauchmuskel, lateral oben an die Muskelkammer, aus welcher sie durch Abschnürung hervorgegangen; nach vorn und hinten ist die Begrenzung, da die Genitalkammern spitz auslaufen, dieselbe wie an den Seiten oder es stoßen (auf spätern Stadien) die Kammern aneinander.

III. Entwicklung der Ovarien bis zum Eintreten der Reife.

Das Stadium der ersten Anlage der Keimhöhle ist noch beiden Geschlechtern gemeinsam. Doch sind ab und zu auch hier schon geschlechtliche Unterschiede angedeutet, indem nämlich in den Anlagen der Ovarien die Zahl der indifferenten Zellen im Vergleich zu der Zahl der Keimzellen viel größer ist als beim Männchen. Dies hängt mit der spätern Differenzierung der Ovarien zusammen. Die Keimhöhle wird anfangs auch von plasmatischen Fortsätzen der Zellen durchsetzt, doch bald tritt sie ganz deutlich hervor, die Zellen grenzen sich gegen dieselbe durch einen scharfen Kontur ab. Die laterale Wandung der Keimhöhle zeigt außerdem sehr bald eine verdünnte Stelle, die allmählich an Umfang zunimmt. Diese Bildung wird uns durch die Anordnung des Keimepithels verständlich. Wie gesagt ist oft schon bei den frühesten Stadien eine Anzahl kleinerer Zellen vorhanden, sie haben kleine, sich dunkel färbende Kerne, während die Kerne der eigentlichen Keimzellen sehr groß und hell sind. Die kleinen Kerne haben einen wenig deutlichen Plasmahof, Zellgrenzen sind fast gar nicht zu unterscheiden, die Keimzellen hingegen zeichnen sich durch viel Plasma und deutliche Zellgrenzen aus. Die Unterschiede zwischen den beiden Zellarten werden im Laufe der Entwicklung noch ausgeprägter, während sie sich bei Männchen fast vollkommen ausgleichen, um erst später wieder aufzutreten. Die kleinen Zellen, welche ursprünglich zwischen den Keimzellen gelegen waren, rücken mehr und mehr nach innen, gruppieren sich um die sich erweiternde Keimhöhle und scheinen sich bald untereinander zu verbinden, um einen kontinuierlichen innern Überzug des Keimepithels darzustellen. Es ist sehr wahrscheinlich, daß der scharfe Kontur, durch welchen die Keimzellen von der Keimhöhle abgegrenzt werden, in dem Auftreten dieses Überzugs seinen Grund hat, indem an der Berührungsfläche beider Epithelien eine Stützlamelle zur Abscheidung kommt. Bei der weitern Vergrößerung der Gonade bleibt das Keimepithel der lateralen Wand der Keimhöhle im Wachstum zurück, während sich das Epithel der medialen Wand streckt und verlängert. Die Keimzellen der lateralen Wand weichen daher an einer Stelle auseinander; das sie auf ihrer Innenfläche auskleidende Epithel folgt jedoch der Streckung, so daß die gesamte Wandung der Keimhöhle in ihrer Kontinuität nicht unterbrochen wird, sondern nur eine

starke Verdünnung erfährt. Das den Keimballen überziehende (*n—1*) Somitenepithel folgt ebenso wie beim Männchen allen Wachstumsverschiebungen und Vergrößerungen des Keimlagers, die verdünnte Stelle der Wandung besteht daher aus zwei Epithellamellen. Die äußere Form der Gonaden dieses Stadiums zeigt nichts Bemerkenswertes, so daß auf Totalpräparaten eine Unterscheidung der Geschlechter noch nicht möglich ist, während uns Querschnitte diese Verhältnisse sehr klar beleuchten. Fig. 17 zeigt uns einen mittlern Schnitt der Gonadenanlage eines Tieres von 7 mm Länge. Wir sehen hier noch alle Charaktere des indifferenten Stadiums, doch scheint mir der Reichtum an kleinen Zellen, von denen bereits eine an der innern Peripherie des Keimepithels gelegen ist, sehr dafür zu sprechen, daß es sich um ein Weibchen handelt. Da dies die am weitesten entwickelte Gonade des betreffenden Tieres war, konnte ich die Richtigkeit meiner Auffassung durch den Vergleich mit andern Gonaden nicht kontrollieren. Ein etwas entwickelteres schon mit allen weiblichen Charakteren ausgestattetes Keimsäckchen sehen wir in Fig. 18. Die Keimhöhle wird durch einen scharfen Kontur begrenzt, 3 kleine Zellen sind bereits nach innen vorgedrungen und es dürfte sich wohl, wenigstens in der obern Partie der Keimhöhle, um einen kontinuierlichen epithelialen Überzug handeln, da auch auf andern Schnitten an der innern Peripherie mehrere Kerne wahrgenommen werden konnten. Auch die Wandrerdünnung ist schon angebahnt: Die Keimhöhle läßt sich als ein schmaler Spalt bis an die äußerste laterale Grenze verfolgen. Der Nabel ist sehr deutlich ausgeprägt. Medial vom Stiele, wo bereits die Keimhöhle sichtbar ist, springt das Gefäß durch eine feine Spitze gegen das Keimepithel vor; von dieser Einsenkung des Gefäßes zieht nach unten eine helle Zone, die medial von länglichen Kernen, lateral von der genannten Stützlamelle begrenzt wird; es ist möglich, daß diese helle Zone eine Gefäßspalte darstellt, daß also bereits auf diesem Stadium differenzierte Blutbahnen in der Gonade vorhanden sind, denn die Lage der hellen Zone entspricht genau der Lage der spätern Gefäßzweige des Ovars. Der Teil der medialen Fläche der Gonade, welcher vom Myotomepithel überzogen ist, liegt auf diesem Stadium gewöhnlich sehr innig der medialen Myotomwand an, es kommt jedoch zu keiner Verschmelzung des „parietalen“ und „visceralen“ Blattes, wie bei dem Epithelkeil des Hodens. 2 aufeinanderfolgende Schnitte durch eine etwas weiter fortgeschrittene Gonade desselben Tieres sind in den Fig. 19a und b dargestellt.

In Fig. 19a ist die laterale Wandverdünnung noch gering; die Keimhöhle ist jedoch schon sehr erweitert, ihre scharfe Begrenzung deutet darauf hin, daß es sich wohl schon um ein inneres Epithel handeln dürfte; die regelmäßige Anordnung der kleinen Kerne (*f*) in dem nächstfolgenden Schnitt (*b*) scheint mir wenigstens sehr für das Vorhandensein eines derartigen Epithels zu sprechen. Der Vorgang der Wandverdünnung kann durch Vergleichung dieser beiden Schnitte mit Fig. 18 in allen seinen Phasen verfolgt werden. In Fig. 20 sehen wir die am weitesten entwickelte Gonade desselben Tieres. Die Wandverdünnung erstreckt sich hier fast über die ganze laterale Fläche der Gonade, und zwar scheint die verdünnte Stelle selbst rascher zu wachsen als das Keimepithel, da sie schon eine Neigung zeigt, sich in Falten zu legen. Das innere Epithel ist deutlich differenziert und hebt sich scharf von dem großzelligen Keimepithel ab. Neidert und Leiber (41) beschreiben die Anlage der Gonade eines 11 mm langen Amphioxus als ein einfaches Epithelbläschen; einen Stiel konnten sie nicht wahrnehmen. Das Gefäß lassen sie von der Gonade getrennt sein, es handelte sich offenbar um eine Schrumpfung des Gefäßes, so daß es den Anschein erweckte, als ob es von der Keimdrüse getrennt wäre. Eine ganz merkwürdige Ansicht hat Legros (32) inbezug auf die Unterscheidung der Geschlechter geäußert; er bemerkt richtig, daß man auf diesen Stadien bereits die Geschlechter auseinanderhalten kann, meint aber, daß bei den Anlagen der Hoden die Keimhöhle lateral liegt, bei den Weibchen aber medial. Wie wir sehen, ist gerade das Umgekehrte der Fall. Diese Angabe Legros' dürfte wohl so zu erklären sein, daß die Ovarienanlagen, die er vor den Augen hatte, schon viel weiter fortgeschritten waren als die Hoden und daß er die weiter unten zu schildernde sekundäre Keimhöhle und die primäre, wirkliche Keimhöhle nicht auseinander gehalten hat.

Wir sahen, daß die Ovarienanlagen auf dem besprochenen Stadium auch mit ihrer untern Partie der medialen Wand des Somiten anliegen; es erfolgt nun eine Abhebung dieser Partie von der medialen Somitenwand, die Falte des Somitenepithels, die sich zwischen das Skleralblatt und das Keimepithel einsenkt, wird also wieder weiter. Man kann hier übrigens schon von Kammerepithel sprechen, denn auf diesem Stadium vollzieht sich der Verschluß der Genitalkammern, der genau in derselben Weise verläuft wie bei Männchen. Fig. 23 zeigt uns die Vereinigung der Kammerfalte mit der lateralen Somitenwand, der Faltenrand ist nämlich etwas von

der Fläche getroffen, so daß er deutlich von der übrigen Partie zu unterscheiden ist.

Die mediale Lamelle der Kammerepithelfalte, welche sich zwischen die Gonade und das Skleralblatt einschiebt, ist sehr zellenreich. Es mag sein, daß die Anlagerung der Gonade an die mediale Kammerwand auf das eingefaltete Kammerepithel einen Reiz ausgeübt hat, so daß es zu einer Zellvermehrung angeregt wurde. Dasselbe können wir auch im Epithelkeil der Hoden wahrnehmen. Überhaupt sind die Cölomepithelien von Amphioxus an allen Stellen, wo sie Falten bilden, sehr zellenreich. Die erste Phase der Abhebung von der medialen Wand sehen wir in Fig. 21. Die Keimdrüse hat sich gestreckt; die Keimhöhle hat sich bedeutend verlängert und ebenso die verdünnte Stelle der Wandung, deren Aufbau aus zwei Epithellamellen hier klar zutage tritt. Das Gefäß war leider sehr schwach gefüllt, so daß sein Querschnitt sehr schmal ist. In Fig. 22 ist die Abhebung der Keimdrüse noch weiter fortgeschritten; wie auf den primitiven Stadien hängt sie frei in die Kammerhöhle und läßt den Nabel, der sie an der medialen Stützlamelle befestigt, deutlich hervortreten. Das Gefäß war leider bei allen Tieren dieses Stadiums mehr oder weniger geschrumpft; es scheint mir sehr wahrscheinlich zu sein, daß sich bereits weitere Gefäßspalten innerhalb der Gonade vorfanden. Der dunkle Streifen (*Gl?*), den wir von dem untern Rande des Gefäßes schräg nach der lateralen Seite ziehen sehen, dürfte wohl einem geschrumpften Gefäßast entsprechen. Der Keimepithelteil der Gonade zeigt eine schwache Concavität auf seiner medialen Fläche; unten ist er der ventralen Kammerwand sehr genähert, doch war ein Zwischenraum zwischen beiden deutlich zu erkennen, so daß irgend eine Verwachsung des Keimsäckchens mit der Kammerwand als vollkommen ausgeschlossen gelten kann. Die verdünnte Fläche der lateralen Keimhöhlenwand übertrifft den Keimepithelteil an Länge und setzt sich scharf von demselben ab. Die Zellen der medialen Kammerwandung unterhalb des Nabels zeichnen sich durch reichliches Plasma und eine bedeutendere Größe der Kerne vor den übrigen Kammerepithelzellen aus. Von dem Stiel ist auf diesem Stadium keine Spur mehr vorhanden, die Keimzellen sind also von ihrem Mutterboden vollkommen isoliert. Auf Totalpräparaten ist noch ab und zu eine Andeutung des Stieles zu erkennen, es handelt sich aber nur um eine einfache Falte des Kammerepithels, die keine Keimelemente mehr enthält.

Die Abhebung der Gonade von der medialen Kammerwand bildet

den Anfang eines Vorganges, dessen Homologon wir bei den Männchen ganz vermissen. Es erfolgt nämlich eine Einstülpung der Gonade von der medialen Seite her; es handelt sich hierbei hauptsächlich um den Keimepithelteil des Ovars, die verdünnte laterale Lamelle folgt dem ganzen Prozeß nur passiv. Am besten läßt sich diese Einstülpung des Keimepithels mit der Gastrulation vergleichen, ebenso wie bei der Bildung der Gastrula wird auch hier eine Blase eingestülpt, so daß ein Gebilde von der Form eines doppelwandigen Bechers entsteht. Auf dem Querschnitt erscheint die becherförmige Gonade hufeisenförmig; Neidert u. Leiber bezeichnen dieses Stadium als Cupula-Stadium, indem sie die Gonade mit der Cupula der Eichel vergleichen. Über die einzelnen Phasen der Cupula-Bildung geben uns Querschnitte Aufschluß. Als erste Phase kann die Gonade Fig. 22 gelten, denn es handelt sich hierbei, wie schon oben bemerkt, um eine schwache, medialwärts gerichtete Concavität des Keimsäckchens. Ein weiteres Stadium stellt Fig. 23 dar. Der Keimepithelteil der Gonade hat bereits eine halbmondförmige Gestalt. Der verdünnte Teil der lateralen Wandung hat an Umfang so zugenommen, daß er die Gonade ganz umhüllt, wir können ihn daher als Gonadenhülle bezeichnen. Das die Gonade überziehende „viscerale“ Kammerepithel ist in allen seinen Abschnitten, besonders aber an der Einstülpungsstelle, deutlich ausgeprägt. Die Entfernung des untern Randes der Cupula von dem Skleralblatt entspricht nicht ganz dem typischen Verhalten, indem meist die untere Spitze der Gonade sich bei der Einstülpung der medialen Kammerwandung wieder nähert, oft sogar bis zur Berührung. Ich habe absichtlich diesen Schnitt gewählt, da er uns vollkommen einwandsfrei zeigt, daß es sich in den Fällen, wo die Gonadenspitze der medialen Wand genähert ist, nur um eine Anlagerung und nicht um eine Verwachsung handelt. In Fig. 25 sehen wir eine typische Cupula, welche uns die Charaktere, die bei der Gonade Fig. 23 angebahnt sind, in fast vollendeter Ausbildung zeigt. Während in Fig. 23 das Gefäß sehr schwach gefüllt ist, und daher seine Verzweigungen in der Gonade nicht klar zu unterscheiden sind, dringen bei unserer Cupula die Blutbahnen tief in das Keimepithel ein und zwar entspricht ihr Eintritt in die Gonade genau der Lage des erwähnten dunklen Streifens in Fig. 22, den wir auch in Fig. 23 wiederfinden. Wir wollen etwas genauer den Verlauf der Lacune verfolgen. Vom Nabel, welcher seiner ganzen Ausdehnung nach von dem Gefäß eingenommen wird, begibt sich die Lacune zwischen zwei Zellenschichten,

einem Haufen von noch nicht deutlich differenzierten Zellen und den Keimzellen, an die Peripherie der Cupula. Hier grenzt sie einerseits an das Keimepithel, andrerseits an das flache Epithel der Keimhöhle. Das Keimepithel nimmt also in keiner Weise mehr teil an der Begrenzung der Keimhöhle. Die Lacune läßt sich bis zum ventralen Rande der Cupula verfolgen, hier dürfte sie wohl ihr unteres Ende finden. Zwischen den beiden Lamellen der Gonadenhülle kommt es zu keiner deutlichen Lacunenbildung, obschon ich vielfach einen Anlauf dazu feststellen konnte. Auch auf unserm Bilde sehen wir am Nabel das Gefäß sich noch in einen obern, allerdings sehr kurzen Zipfel ausziehen, welcher gegen den obern Ansatz der Gonadenhülle gerichtet ist.

Durch die Bildung der Cupula ist eine zweite Höhle zustande gekommen. Sie ist allerdings nicht geschlossen, denn sie communiciert mit der Kammerhöhle, da sie ja ein Derivat der letztern ist, doch ist die Communicationsspalte infolge der Anlagerung des Cupularandes an das Skleralblatt so eng, daß sie oft schwer nachzuweisen ist. Infolgedessen sind wir berechtigt, die Cupulahöhle als eine der Gonade angehörende Bildung zu betrachten, da sie ja, wie wir später sehen werden, bei der Entleerung der Eier eine große Rolle spielt, indem die letztern, ehe sie nach außen gelangen, in diese Höhle zu liegen kommen; dieselbe Bedeutung hat für die männlichen Geschlechtsprodukte die Keimhöhle; die Cupulahöhle können wir daher als sekundäre Keimhöhle bezeichnen. Diese sekundäre Keimhöhle wird in ihrem ganzen Umfang von dem Kammerepithel ausgekleidet; in Fig. 25 ist es leicht von dem großkernigen Keimepithel zu unterscheiden; an der medialen Wand der Cupulahöhle hat sich bereits die Narbe differenziert, deren Bildung ich weiter unten beschreiben will.

Die ursprüngliche, primäre Keimhöhle hat sich mit dem Wachstum der Gonadenhülle sehr weit ausgedehnt. Sie umgreift die ganze Keimepithelpartie, so daß die letztere nur im Umkreis der sekundären Keimhöhle an den Genitalkammerraum grenzt. Die primäre Keimhöhle hat keine feststehende Form, sie ist bald sehr weit, bald liegt die Gonadenhülle, für welch letztere wir auch den von Neidert und Leiber vorgeschlagenen Ausdruck Perigonialhülle gebrauchen können, dem Keimlager so innig an, daß die primäre Keimhöhle durch einen ganz schmalen, bloß an ihrem obern und untern Rande sich etwas erweiternden Spalt dargestellt wird.

Eine wesentlich andere Auffassung als die hier vorgetragene

haben inbezug auf die Entwicklung der Cupula Neidert und Leiber (41) geäußert. Die Cupulahöhle leiten sie von der ursprünglichen Keimhöhle ab; es soll sich nämlich die Keimhöhle im Laufe der Entwicklung medialwärts verschieben, „indem die Wand des Bläschens hier zu schwinden beginnt". Es erfolge dann eine Eröffnung der Höhle in die Genitalkammer, wodurch die Cupula entstehen soll. Die primäre Keimhöhle (Perigonialhöhle) soll eine sekundäre Bildung sein und unabhängig von der Keimhöhle entstehen, dadurch daß sich kleinere Zellen an der Oberfläche der Gonade epithelial anordnen und durch Dehiszenz einen Spalt, die spätere Perigonialhöhle, entstehen lassen. Die beiden genannten Autoren stützen sich auf die Befunde bei den verschiedenen Gonaden eines einzigen Tieres, und ich glaube, daß ihre abweichende Auffassung darin ihren Grund haben dürfte, daß sie zufällig gerade die entscheidenden Stadien nicht zu Gesicht bekommen haben.

Es ist eine Konsequenz der Auffassung von Neidert u. Leiber gewesen, daß sie das Gefäß erst auf dem Cupulastadium mit der Gonade in Verbindung treten lassen, auch soll sich erst jetzt ein Nabel ausbilden; sie lassen nämlich das Gefäß von dem obern Winkel der Kammer allmählich herabrücken und dann in die Gonade, welche anfangs ringsum von Kammerepithel umgeben war, eindringen. Es dürfte sich wohl um schwach gefüllte Gefäße gehandelt haben, die dann ein solches Verhalten vorgetäuscht haben.

Eine Bildung des Cupulastadiums haben wir noch nicht näher berücksichtigt, nämlich die Narbe. Schon in Fig. 22 sahen wir eine Verdickung des „parietalen" Kammerepithels unterhalb des Nabels entstehen, indem es etwas plasmareicher wurde. In Fig. 23 fällt uns diese Stelle durch ihren Kernreichtum auf; auch hier lassen sich Ansammlungen von Plasma erkennen. Diese Wandverdickungen können als Vorstufen der Narbenbildung aufgefaßt werden. Der eigentliche Herd der Narbenbildung scheint mir aber im obersten Bereiche der Kammerepithelfalte, dicht unter dem Nabel zu liegen. Fassen wir diese Stelle bei den Anfangsstadien der Cupulabildung genauer ins Auge, so können wir erkennen, daß die beiden Blätter des Kammerepithels nicht bis zu ihrem Umschlage am Nabel auseinanderweichend, sondern eine kurze Strecke noch miteinander verklebt bleiben. In Fig. 21 sind es 3 Kerne, die beisammen bleiben; in Fig. 22 ist zwar nur ein Kern zu sehen; doch ist die Wandverdickung am stärksten dicht unter dem Nabel. In Fig. 23 sind es sogar 6 Kerne, die sich aneinanderlagern. Besonders klar

zeigt uns diese Verhältnisse Fig. 24, welche den Nabelabschnitt einer beginnenden Cupula (ähnlich wie Fig. 23) darstellt. Wir sehen, daß dicht unter dem Nabel die Kammerfalte sehr dick ist; die Zellen, welche zusammengelagert sind, zeigen eine reichliche Plasmamenge und sind zum Teil faserig differenziert; es handelt sich um einen echten Epithelkeil, wie bei Männchen, nur daß er viel kleiner ist. Es kommt jedoch zu keiner Durchwachsung von Zellen, sondern die Falte wird bei der Cupulaeinstülpung vollkommen ausgebreitet und die Zellen weichen auseinander. Plasmatische Fortsätze verbinden sie anfangs noch miteinander. Fig. 25 zeigt uns noch einige Zipfel solcher Plasmafortsätze. Die Wandung wird außerdem gegen den Peribranchialraum vorgebuchtet, so daß die schon verdickten Zellen in eine Wandverdickung hineingedrängt werden, wodurch diese Partie noch an Dicke zunimmt. Außerdem vermehren sich die Bindegewebszellen sehr rasch, und zwar dürften sich, nach der regelmäßigen Anordnung der Kerne älterer Narben zu schließen, die neugebildeten Bindegewebszellen im Kreise um ihren Mutterboden gruppieren. In der Flächenansicht erscheint die jugendliche Narbe wegen dieser Zellenanordnung als eine sehr zierliche Bildung, welche an eine Rosette, oder eher an eine Artischoke erinnert, nur daß sie viel flacher ist. Gegen die sekundäre Keimhöhle springt die periphere Narbenpartie als ein ringförmiger Wulst vor. Auf Querschnitten erscheint in der Mitte der Narbe eine Concavität, welche den centralen Zellen entspricht. Flächenbilder derartiger Narben finden sich bei Neidert u. Leiber sehr gut wiedergegeben (Fig. 12a und 18), weshalb ich nur Querschnitte abbilde. Fig. 26 stammt von einem 18 mm langen Tier; *a* ist ein centraler Schnitt, was wir an der Einsenkung in der Mitte erkennen können. Die Anordnung der seitlichen Kerne zeigt uns besser ein weiter hinten liegender Schnitt (*b*); gegen die Keimhöhle zu ist gleichsam eine Schichtung zu erkennen, die durch die circulär angeordneten Bindegewebsfasern zustande kommt. Die weitern Differenzierungen und histologischen Details der Narbe wollen wir später besprechen.

Werfen wir einen Rückblick auf die Cupula, so können wir sagen, daß dies das wichtigste Stadium der ganzen Entwicklung des Ovars ist. Drei bedeutungsvolle Veränderungen treten auf diesem Stadium auf: die Bildung der sekundären Keimhöhle, die Bildung der Narbe und (schon zu Anfang der Cupulation) die Ausbildung der Lacunen. Die Größe der Tiere dieses Stadiums variiert zwischen 15 und 17 mm.

Hiermit sind alle wesentlichen Teile des Ovars und seiner Adnexa angelegt. Da die weitere Entwicklung der weiblichen Geschlechtsorgane schon der Gegenstand einer ausführlichen Darstellung seitens Neidert's u. Leiber's (41), welche ich in allen wesentlichen Punkten bestätigen kann, gewesen ist, so beschränke ich mich darauf, unter Verweisung auf die Arbeit der genannten Autoren, eine kurze Übersicht dieser Vorgänge zu geben. Das Keimlager, und mit ihm auch die sekundäre Keimhöhle wächst vor und hinter dem Nabel nach oben, so daß eine Bildung zustande kommt, welche auf Totalpräparaten die Form „eines hufeisenförmig gekrümmten Säckchens" (Langerhans) hat, der Bogen ist hierbei nach unten gekehrt und die beiden Enden nach oben. Die Endlappen des Säckchens wachsen oberhalb des Nabels einander entgegen und verschmelzen miteinander, die sie trennende Zwischenwand schmilzt auch bald ein, so daß die sekundäre Keimhöhle ringförmig wird; im Centrum liegt der Nabel. Allerdings ist dieser Keimring nicht gleichmäßig, sondern in seinem untern Teil meist viel weiter als oberhalb des Nabels. Die Gonadenhülle wird durch die Wachstumsverschiebungen des Keimlagers in keiner Weise alteriert und bleibt ein einfacher Sack. Oberhalb des Nabels bildet sich nun auch eine Narbe und zwar genau in derselben Weise wie die untere. Ihre erste Andeutung sehen wir schon in Fig. 25, wo oberhalb des Nabels eine Verdickung der sehr zellenreichen Falte des Kammerepithels wahrzunehmen ist. Die Keimzellen, die Oogonien, werden schon sehr früh zu Oocyten, allerdings nur zum Teil, ein Teil der Oogonien bleibt auf dem primitiven Stadium, um Keimmaterial für spätere Reifeperioden zu liefern. Die differenzierten Zellen kommen gegen die primäre Keimhöhle zu liegen, während die undifferenzierten Zellen sich an der Peripherie der sekundären Keimhöhle anordnen. Das Epithel der primären Keimhöhle, welches dem Keimlager aufliegt, wird zum Follikelepithel der Eier; indem sich nämlich die Oocyten in dasselbe vorwölben, werden sie von ihm bis auf eine kleine Zone ganz umgeben, so daß die reifenden Oocyten durch Falten des Follikelepithels voneinander vollkommen getrennt sind.

Was das Auftreten dieser Prozesse anlangt, so gibt uns die Größe der Tiere darüber keinen Aufschluß, bald handelt es sich um Tiere von 20 mm, bald um solche von 35 mm Länge.

Die in den vorhergehenden Kapiteln geschilderten Vorgänge der Entwicklung der Geschlechtsorgane zeigen uns, daß trotz der Einfachheit der Organisation des Amphioxus die Unterschiede der beiderlei entwickelten Gonaden doch sehr beträchtlich sind. Vergleichen wir einen entwickelten Hoden z. B. Fig. 16 mit einem entwickelten Eierstock, wie wir ihn bei Neidert u. Leiber dargestellt finden, so scheint eine Homologisierung beider schon auf diesen Stadien undurchführbar zu sein, geschweige denn auf dem Stadium der Reife. Sobald wir aber die Entwicklungsgeschichte in Betracht ziehen, gelingt es bald, einen einheitlichen Gesichtspunkt für die Auffassung der Organisation der Geschlechlechtsorgane zu gewinnen.

Ich will im folgenden versuchen, die übereinstimmenden Merkmale der beiderlei Entwicklungsrichtungen darzutun und zwar an der Hand von Schemata, welche uns die wesentlichen Merkmale viel deutlicher vor die Augen führen als Präparate.

Schema F stellt uns das erste Entwicklungsstadium der Gonade dar: einen einfachen Ballen von wenigen größern und kleinern Zellen, mit einem feinen Spalt, der durch den Stiel mit der Muttersomitenhöhle communiciert; eine Unterscheidung der Geschlechter ist noch nicht möglich. Auch die wesentlichen Charaktere des nächstfolgenden Stadiums, welches uns Schema G veranschaulicht, sind beiden Geschlechtern gemeinsam; es handelt sich um die erste Entfaltung der Keimhöhle, dementsprechend hat auch der Umfang des Keimballens zugenommen. Schema M einerseits und die Schemata H und J andrerseits zeigen uns die darauf folgenden Entwicklungsstadien der männlichen resp. weiblichen Gonaden. In dem Hoden ist die Keimhöhle einfach geblieben, die Zellen, welche nur geringe Größenunterschiede aufweisen, haben sich in der Form eines einschichtigen Epithels um die Höhle gruppiert; der Stiel ist verschwunden, das Gefäß hat sich bereits zipfelartig über den Scheitel der Gonade ausgedehnt. Unterhalb des Nabels bildet das Kammerepithel eine Falte (*ek*), die in Wirklichkeit solid ist und den Epithelkeil darstellt, der Deutlichkeit halber habe ich die beiden sich ineinander umschlagenden Lamellen gesondert gezeichnet. Inbezug auf die angrenzenden Gewebe können wir an dem Keimepithel drei Abschnitte unterscheiden: 1. eine Lateralportion (*lp*), 2. eine Nabelportion (*np*) und 3. eine unterhalb des Nabels befindliche Narbenportion (*cp*), so genannt, weil später die Narbe zum Teil daraus hervorgeht. In der Anlage des Ovars, Schema H, hingegen sind die Größenunterschiede der Zellen viel deutlicher geworden.

Die Keimhöhle ist lateralwärts gerückt, indem sich an ihrer lateralen Begrenzung nur kleine Zellen beteiligen. Auch in dem übrigen Umfang der Keimhöhle sehen wir kleine Zellen gruppiert, so daß die mediale Lage des Keimepithels zweischichtig ist. Im Schema J ist bereits die Keimhöhle von einem deutlich gesonderten Plattenepithel ausgekleidet, dem nur medialwärts große Zellen, die eigentlichen Keimzellen, anliegen. Wir können auch hier eine Lateralportion des Epithels (*lp*), eine Nabelportion (*np*) und eine der Narbenportion der Männchen entsprechende Cupularportion (*cp*) unterscheiden. Es kommt noch ein vierter Abschnitt des Keimepithels hinzu, der den Hoden fehlt, nämlich das platte Epithel, welches die Keimhöhle medialwärts begrenzt, ich nenne es Follikelschicht (*f*), weil daraus das Follikelepithel der Eier hervorgeht. Die Entwicklung zeigt uns also, daß die gleichbenannten Abschnitte beiderlei

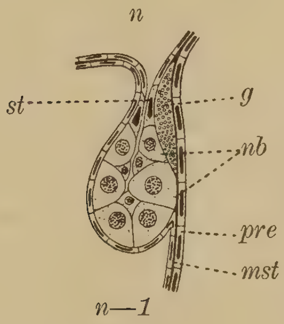


Fig. F.

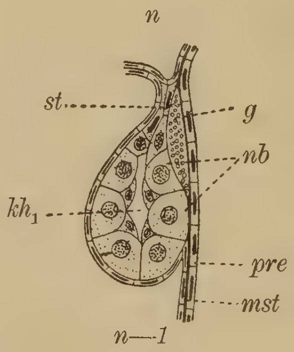


Fig. G.

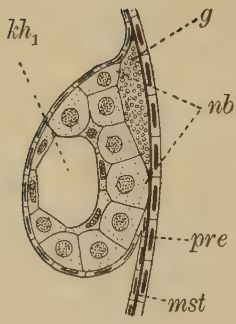


Fig. H.

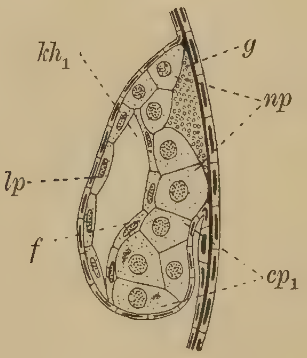


Fig. J.

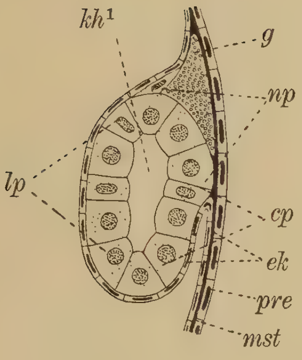


Fig. M.

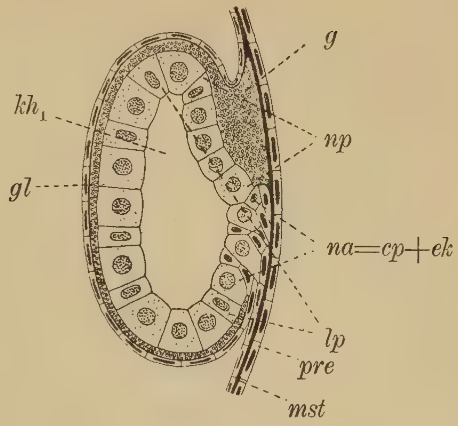


Fig. N.

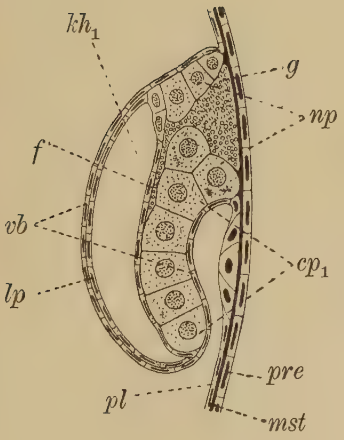


Fig. K.

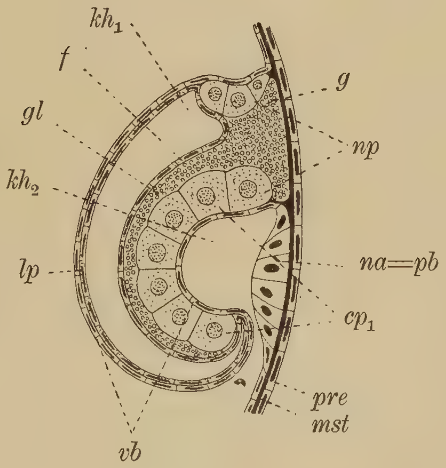


Fig. L.

Fig. F—N.

Schemata zur Entwicklung der Gonade von Amphioxus.

F, G indifferente Stadien, H—L Ovarien, M, N Hoden.

cp Narbenportion des Keimepithels, cp_1 Cupularportion des Keimepithels, *ek* Epithelkeil, *f* Follikelepithel, *g* Gefäß (V. cardinalis), *gl* Genitallacune, kh_1 primäre Keimhöhle, kh_2 secundäre Keimhöhle, *lp* Lateralportion des Keimepithels, *mst* mediale Stützlamelle, *n* Höhle des Muttersomiten, *n—1* Höhle des nächstvordern Somiten, *na* Narbe, *nb* Nabel, *np* Nabelportion des Keimepithels, *pb* parietales Blatt des Genitalkammerepithels, *pre* Atrialepithel, *st* Stiel, *vb* viscerales Blatt des Genitalkammerepithels.

Gonaden einander homolog sind, und daß der Cupularteil dem Narbenteil entspricht; die Homologa der Follikelschicht dürften in den wenigen kleinern Zellen des Narben- und Nabelteils des Hodens zu suchen sein.

Die weitern Stadien bringen noch weitere Unterschiede der beiderlei Gonaden mit sich. Die Hoden (*N*) bewahren ihr primitives Aussehen und nehmen nur an Größe zu; das Gefäß tritt in Verbindung mit einem Lacunensystem, welches von dem Genitalkammerepithel einerseits und von der Lateralportion des Keimepithels andrerseits begrenzt wird, auch der Nabelabschnitt ist teilweise daran beteiligt. Die Narbenportion ist von dem Genitalkammerepithel durchwachsen worden und bildet die Anlage der Narbe. Eine ganz andere Richtung haben die Ovarien (Schema K und L) eingeschlagen. Die Lateralportion des Ovarialepithels und die Follikelschicht haben sich noch weiter verdünnt. Sie haben die eigentliche Funktion der Keimdrüse aufgegeben und stellen bloß Hüllen des Ovars dar, ein wichtiger Gegensatz zu der Lateralportion des Hodens, welche die Hauptmasse des proliferierenden Keimepithels ausmacht. Der Cupularteil hat sich samt dem ihn überziehenden (visceralen) Genitalkammerepithel von dem parietalen Blatt des letztern (*pb*) abgehoben und stülpt sich zur Cupula ein, die in Schema L bereits vollkommen ausgebildet ist. Die Cupula schließt die sekundäre Keimhöhle (kh_2) ein; in diese fallen, wie wir später sehen werden, die reifen Eier unter Zerreißung des visceralen Blattes des Genitalkammerepithels. Der Cupula gegenüber ist durch Verdickung der medialen Lamelle der Kammerepithelfalte die Narbe entstanden. Jener Teil des Keimepithels, welcher im Hoden seine eigentliche Funktion aufgibt und in der Narbe aufgeht, oder wie man auch annehmen kann, durch die Narbenzellen verdrängt wird, stellt im Ovar die Hauptmasse des Keimepithels dar. Die primäre Keimhöhle des Ovars spielt eine ganz andere Rolle als die des Hodens, sie bleibt von Keimprodukten frei; ihrer lateralen Wandung dürfte die Bedeutung einer schützenden Hülle der vom Follikelepithel überzogenen Eierpakete zukommen. Die Blutlacunen des Eierstockes liegen zwischen dem Follikelepithel und dem Cupularteil des Keimepithels; sie können daher den Hodenlacunen nicht als direkt homolog erachtet werden.

Die Verhältnisse der Gonaden des Amphioxus zeigen inbezug auf die Keimhöhlen eine merkwürdige Übereinstimmung mit den Geschlechtsorganen der Cranioten. Wie bei den letztern die Spermien

in eine innerhalb des Hodens liegende Höhle gelangen und von dort in die Ableitungsbahnen, so sammeln sie sich auch im Amphioxushoden in der Keimhöhle an. Die Eier der Cranioten fallen hingegen durch Platzen des Eiüberzuges in einen andern Abschnitt der Leibeshöhle; dasselbe ist auch bei den Amphioxuseiern der Fall, die durch Zerreißung des visceralen Blattes in die sekundäre Keimhöhle gelangen, welch letztere einen Abschnitt der zum Ovar in keiner nähern Beziehung stehenden Leibeshöhle darstellt. Die Entwicklung dieser Organe zeigt jedoch, daß es sich bei dieser Ähnlichkeit zwischen Acraniern und Cranioten nur um eine Analogie handeln kann.

IV. Formverhältnisse der reifen Geschlechtsorgane.

Mustert man Schnitte durch die Kiemenregion erwachsener Tiere, so erscheinen die Gonaden als durch zahlreiche Einfaltungen und Einsenkungen zerklüftete Massen, die von der Einfachheit der jüngern Stadien wenig erkennen lassen. Während die jungen Geschlechtsorgane kaum für das freie Auge wahrnehmbar sind, fallen die reifen Ovarien und Hoden schon bei der Betrachtung des Tieres von außen als rundliche, dem untern Rande der Myotome ansitzende Ballen auf. Die Größe und leichte Wahrnehmbarkeit der reifen Gonaden brachte es mit sich, daß sie schon gleich den ersten Beobachtern auffielen und auch als Geschlechtsorgane erkannt werden konnten.

Costa (11) war der Erste, der die Geschlechtsorgane von Amphioxus beschrieb, er unterschied schon die Hoden von den Ovarien. Ihm folgte Rathke (47), bei dem sich Angaben über die Lage der Gonaden finden. Bald darauf gab Johannes Müller (40) eine genauere Darstellung dieser Organe, er sah auch schon jüngere Stadien, wo die Gonaden einander noch nicht berührten. Quatrefages (44) beschreibt die reifen Ovarien und macht aufmerksam auf die bräunliche Pigmentierung des die Gonaden überziehenden Atrialepithels. Die erste detaillierte Darstellung der Geschlechtsorgane gibt Stieda (58); er beschreibt das weibliche Keimepithel und die Form der Eier; die Hoden sollen einen drüsigen Bau haben, „etwa wie die Magenschleimhaut“. Auf spätern Stadien verschwindet diese Anordnung und die Hoden sind gleichmäßig erfüllt mit Spermien. Ähnliche Angaben über den Bau der Hoden macht auch Wilh. Müller (39), er unterscheidet eine von Keimzellen gebildete Rinden-

substanz und eine durch ein bindegewebiges Netzwerk dargestellte Marksubstanz, die Kanälchen des Netzwerkes sollen sich dann zu einem Vas deferens vereinigen, der nach außen mündet. Rolph (48) stellt in seiner Schrift das Vorhandensein eines derartigen Ausführungsganges in Abrede. Als ein wesentlicher Fortschritt in der Kenntnis der Geschlechtsorgane ist die schöne Arbeit von Langerhans (31) zu bezeichnen. Er erkannte die Bedeutung des Hüllepithels des Ovars als eines Follikelepithels der Eier und macht genauere Angaben über die Entwicklung der letztern. Der Auffassung Stieda's und W. Müller's, daß die Hoden einen tubulösen Bau haben, tritt er entgegen mit dem Nachweis, daß die reifen Hoden einfache Säcke darstellen und nur die Anordnung der Spermien einen tubulösen Bau vortäuscht. Er sah auch schon die Narben und beschreibt sie als Wandverdünnungen, er verfällt allerdings dem Irrtum, daß er sie als die Einstülpungsstelle auffaßt, wo das Keimepithel vom Peribranchialepithel aus seinen Ursprung genommen haben soll. A. Schneider (51) sagt nur weniges über die Gonaden; er sah die Narben an Totalpräparaten und faßt sie als die Stellen auf, wo sich die Gonade in den Peribranchialraum eröffnet. Die nächstfolgende Arbeit ist die von R. Legros (32). Sie hat den Charakter einer vorläufigen Mitteilung und bringt einiges über die Entwicklung der Gonaden, was wir schon in den betreffenden Kapiteln besprochen haben. Die Verhältnisse der Gefäßversorgung sind ziemlich klar dargestellt.

E. Burchardt (10) teilt einiges über die Narbe mit und faßt hauptsächlich die Blutversorgung der Gonaden ins Auge. In dem Lehrbuche K. C. Schneider's (52) findet sich eine gute naturgetreue Abbildung des Hodens (im Querschnitt), allerdings bei sehr schwacher Vergrößerung; er sagt auch einiges über die Anordnung der Spermatozoen. Die schon oft citierte ausführliche Arbeit von Neidert u. Leiber (41) enthält sehr genaue Beobachtungen über den Bau der Ovarien, erläutert durch ausgezeichnete Abbildungen und ein sehr klares Schema. Ihren Angaben habe ich inbezug auf die Ovarien nur weniges hinzuzufügen. Was die spätere Entwicklung der Eier und ihre Reifung anlangt, liegen sehr eingehende Untersuchungen Van der Stricht's (60) und Sobotta's (57) vor.

Wir verließen die Hoden auf dem Stadium, wo alle ihre wesentlichen Teile schon ausgebildet sind: sie haben eine Narbe, einen fast kontinuierlichen Blutmantel, die Keimhöhle ist sehr umfangreich, nur das Keimepithel ist noch einfach, meist einschichtig. Die weitere

Entwicklung des Hodens besteht wesentlich in einem Wachstum, wobei sich die Keimzellen stark vermehren. Charakteristisch für diese Periode, die man als Reifungsperiode bezeichnen kann, ist, daß das Wachstum des Keimepithels oberhalb des Gefäßes viel intensiver ist, als im untern Teil, so daß die Gonade mehr und mehr das Gefäß überwächst, dieses kommt dadurch immer mehr in die mittlere Zone der Gonade zu liegen. Das Keimepithel läßt schon Spermatogonien erkennen, große Zellen, welche die Spermatocyten liefern; während die erstern noch im Keimepithelverbande liegen, sind die letztern nur locker mit dem Epithel verbunden, sie können auch ganz frei in der Keimhöhle liegen. Dadurch wird das Keimepithel vielschichtig. Bald treten auch Spermien auf, zunächst in geringer Zahl, später wird die Keimhöhle von ihnen ganz erfüllt. Den feinern Bau des Keimepithels und der Spermien will ich weiter unten beschreiben. Fig. 27 stellt uns einen Hoden dar, dessen Keimepithel eben begonnen hat, Spermien zu bilden. Die Keimhöhle ist nur zum geringen Teil mit Spermien erfüllt, welche häufig zu je vieren beisammen liegen. Wir sehen die Spermatocyten, als solche sind die kleinern runden Zellen, die sich auf dem Stadium des dichten Knäuels befinden, aufzufassen, der Lateralportion des Keimepithels anliegen, sie haben also offenbar ihren Ursprung aus diesem Epithelabschnitt genommen, während die Nabelportion nur Spermatogonien und indifferente Keimzellen enthält. Die Behauptung Legros', daß die laterale Wand keine Spermien liefert, sondern eine Art Hülle bildet, ist also sicher unrichtig. Der untere Abschnitt der Nabelportion besteht aus einem einfachen kubischen Epithel, welches sich kontinuierlich in die Narbe fortsetzt. Dieses großzellige Epithel dehnt sich später noch weiter aus, so daß dann fast die ganze Nabelportion bloß von diesem Epithel gebildet wird, welches keine Keimprodukte liefert. Innerhalb des Gefäßes ist in unserer Figur ein halbmondförmiger Zellenhaufen zu sehen, es ist dies eine quergetroffene Falte, ein Recessus des Genitalkammerepithels, wie solche in variabler Weise häufig angetroffen werden.

Bei dem Eintreten der ersten Reife haben die Gonaden meist noch die beschriebene Form. Die Keimhöhle wird ganz erfüllt mit Spermatozoen, welche meist einen größern Klumpen bilden, der einige, gegen die Narbe zu radiär verlaufende Streifen erkennen läßt, die von Spermienköpfen frei sind und die Schwänze der letztern enthalten, und zwar schauen die Spermienköpfe lateralwärts, die Schwänze kehren sie also der Narbe zu.

Ganz ähnlich ist die Form älterer Hoden, die schon mehrere Reifungen durchgemacht haben. Der Umfang der Gonade nimmt während des weitern Wachstums rasch zu und steht in keinem Verhältnis zu dem Körperwachstum. Während das Tier, von dem Fig. 27 stammt, 27 mm lang war, fand ich, wie ich schon anfangs erwähnt habe, ein Tier von 18 mm Länge, dessen Hoden keine jugendlichen Charaktere mehr aufwiesen und relativ ebenso groß waren wie die vollkommen ausgewachsenen Tiere. Auf jüngern Stadien nimmt die Gonade noch einen sehr bescheidenen Platz in der Genitalkammer ein, sie vergrößert sich jedoch nach einigen Reifungsperioden so sehr, daß sie die Kammer ganz ausfüllt. Bald muß nun auch die Kammer dem rasch wachsenden Keimepithel nachgeben und nimmt dementsprechend an Umfang zu. Sobald die Gonade die Kammer ganz ausgefüllt hat, kann sie nicht mehr ihren ovalen Querschnitt beibehalten, sondern sie paßt sich in ihrer Form an die angrenzenden Organe an. Wie wir sahen, bilden der Bauchmuskel und das Skleralblatt des entsprechenden Seitenmuskelsegments die untere und laterale Wand der Genitalkammer. Der Querschnitt der jungen Genitalkammer ist demnach dreieckig; auch die Gonade nimmt daher einen dreieckigen Querschnitt an. Wenn sie sich noch weiter vergrößert, kann dabei nur die mediale Wand der Kammer in Betracht kommen, da die andern Wände sehr wenig nachgeben können. Die mediale Wand wird daher in den Peribranchialraum vorgewölbt, sie nimmt bald derart an Umfang zu, daß ca. $^9/_{10}$ der Kammerwandung auf die anfangs mediale Wand entfallen. Die ursprünglichen Ansatzstellen der letztern an dem Skleralblatt des Myotoms und an dem Bauchmuskel verschieben sich hingegen nicht, es kommen daher oben und unten tiefe Falten des Peribranchialepithels, wie am besten aus der Fig. 28 zu ersehen, zustande, so daß die Gonade zum größten Teil in den Peribranchialraum hineinhängt, an der Körperwand gleichsam durch zwei Ligamente befestigt.

Das Keimepithel faltet sich oft bei seinem Wachstum, besonders an dem vordern und hintern Rande des Hodens treten häufig nach innen vorspringende Falten auf, welche schon Stieda erwähnt. Das sonstige Verhalten des Keimepithels können wir aus der Fig. 28 ersehen. An dem Nabel befindet sich jenes schon oben erwähnte kubische Epithel mit großen, hellen Kernen, es setzt sich gegen die Spermienmassen scharf ab, so daß wir wohl annehmen dürfen, daß es keine Spermatocyten liefert. Sonst finden sich an der Peripherie

überall Samenbildner. Die Spermatocyten sind zum größten Teil auf dem Knäuelstadium, sie sind daher dunkler gefärbt als die Spermatogonien. An der Einbuchtung oberhalb des Nabels befindet sich ein besonders großer Haufen von Spermatocyten, den ich bei sehr vielen Gonaden wiederfinden konnte. Dies mag vielleicht Legros, dem, wie es scheint, nur wenig Material zu Gebote stand, veranlaßt haben, den medialen Teil des Keimepithels als den allein proliferierenden anzusehen. An die Spermatocyten schließen sich nach innen die Spermien an, deren Köpfe zu radiär gegen das Centrum des Hodens verlaufenden Strängen angeordnet sind; der Raum zwischen den dunklen Strängen wird von den Schwänzen eingenommen. Daß Stieda und W. Müller bei der damaligen mikroskopischen Technik den Hoden für ein tubulös gebautes Organ erklärt haben, machen die geschilderten Verhältnisse wohl begreiflich. An der Peripherie des Hodens sind Anschnitte von Blutlacunen sichtbar, welche jetzt gesonderte Blutbahnen darstellen, sie anastomosieren jedoch vielfach miteinander, so daß man auch bei reifen Gonaden von einem Blutmantel sprechen kann. Das Peribranchialepithel, das an der Narbe sehr verdünnt ist, zeigt eine starke Pigmentierung, die trotz der schwachen Vergrößerung immerhin noch zu erkennen ist.

Die Formverhältnisse des reifen Ovars sind von Neidert u. Leiber ausführlich geschildert worden, inbezug auf Details verweise ich daher auf ihre Arbeit, der ich nur weniges hinzuzufügen habe. Infolge des Wachstums der Eier nimmt das Ovar bedeutend an Größe zu, wobei inbezug auf die Genitalkammer und das Atrialepithel dieselben Verhältnisse zu beobachten sind wie bei Testikeln, nur daß das Atrialepithel oberhalb und unterhalb des Ovars keine so tiefen Falten bildet wie bei Hoden. Ca. $^1/_5$ des Genitalkammerepithels liegt direkt den Muskeln auf. Die Perigonialhöhle (prim. Keimhöhle) wird durch die sich vermehrenden und vergrößernden Eier fast ganz ausgefüllt, so daß die Ovarialhülle den vom Follikelepithel überzogenen Eiern sehr eng anliegt, andrerseits wird aber auch die sekundäre Keimhöhle so eingeengt, daß sie fast völlig verschwindet. Es bilden sich nämlich zahlreiche gegen dieselbe vorspringende Falten des Keimepithels. Das die sekundäre Keimhöhle auskleidende Kammerepithel bleibt auch bei den reifen Ovarien erhalten. Das Neidert-Leiber'sche Schema (ihre fig. 20) ist also in diesem Sinne zu ergänzen. In Fig. 29 ist ein Stück eines reifen Ovars dargestellt. Rechts liegt die sekundäre Keimhöhle, links die

primäre, gegen welche die zum Teil schon sehr großen Eier vorspringen. Die der sekundären Keimhöhle zugekehrte Oberfläche des Keimepithels wird von einem scharfen Kontur begrenzt, dem mehrere kleinere, längliche dunkle Kerne aufsitzen, es ist dies, wie aus der oben geschilderten Entwicklungsweise hervorgeht, ein Teil des visceralen Blattes des Kammerepithels.

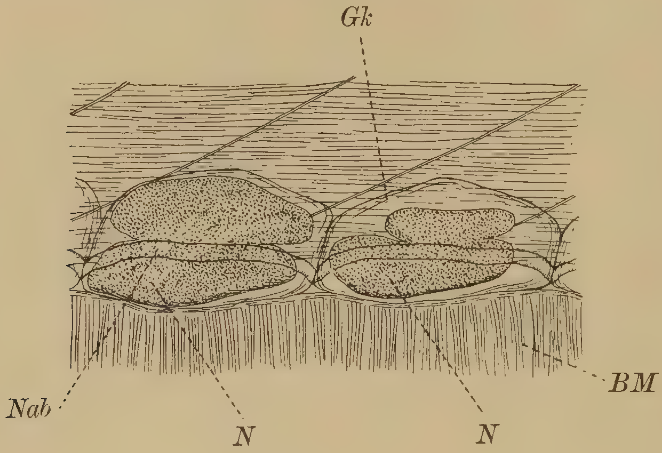


Fig. O.

Hoden in der ersten Reife. 62 : 1.
BM Bauchmuskel, *Gk* Genitalkammer, *N* Narbe, *Nab* Nabel.

Die äußere Form der Ovarien und Testikel erwachsener Tiere ist eine sehr übereinstimmende. Solange jedoch die Genitalkammer von der Gonade nicht ganz ausgefüllt wird, sind einige Unterschiede zu bemerken, abgesehen davon, daß die Geschlechtsprodukte ein sehr deutliches Unterscheidungsmerkmal bilden. Wie schon Stieda bemerkt, zeigen die Hoden auf der medialen hintern Seite eine Einschnürung. Stieda dürfte wohl ähnliche Gonaden vor sich gehabt haben, wie solche in Fig. O abgebildet sind. In unserm Falle handelt es sich allerdings nicht nur um eine hintere, sondern auch eine vordere Einschnürung; doch konstant scheint diese Lappung nicht aufzutreten. Die Hoden sind auf diesem Stadium noch so durchsichtig, daß die Anordnung der Spermien wahrgenommen werden kann. Sie zeigen auch bei dieser Ansicht eine radiäre Anordnung und zwar convergieren die Stränge gegen eine hellere Partie (*N*) unterhalb des Gefäßes, deren Durchsichtigkeit wohl dadurch zustande kommt, daß dort die Keimhöhle noch zum Teil von Spermien frei

ist; aus der Vergleichung der Querschnitte und der Totalpräparate ergibt sich, daß diese hellere Partie der Narbe entspricht. Die Hoden haben also nur eine Narbe. Ovarien dieses Stadiums sehen ähnlich aus, nur daß sie keine Lappung zeigen und, wie Neidert u. Leiber gezeigt haben, mit 2 Narben versehen sind. Indem bei dem weitern Wachstum die Genitalkammern von den Gonaden ganz ausgefüllt werden, stoßen die letztern aneinander, so daß in der Richtung nach vorn und hinten eine Vergrößerung nicht mehr möglich ist. Die Vergrößerung erfolgt dementsprechend in vertikaler Richtung und zum Teil auch in die Quere. Die sich gegenseitig abflachenden Gonaden bekommen so die Form von Prismen, die an der Stelle, wo das Gefäß verläuft, eine Einschnürung zeigen. Costa (11) beschreibt diese Form sehr treffend „ciascun sacchetto è simile a cilindro schiacciato nè due opposti lati, colle basi convesse, e piegato nel mezzo ad angolo ottuso“. Der obere Lappen des Hodens vergrößert sich nämlich so sehr, daß das Gefäß nun in die Mitte zu liegen kommt. Das die Gonaden überziehende Atrialepithel ist meist braun pigmentiert, so daß sie sich scharf von den Muskeln abheben. Nur die Narben sind pigmentlos, dies beruht wohl darauf, daß das Atrialepithel dort sehr verdünnt ist. An der Peripherie der Narben zeigt das Epithel in vielen Fällen eine viel stärkere Pigmentierung als in den übrigen Bezirken. Die Narben treten daher sehr deutlich hervor, sie sind schon mit freiem Auge erkennbar. Man kann mithin ganz leicht schon mit freiem Auge die Geschlechter unterscheiden, denn die Männchen haben, wie gesagt, eine Narbe, das Weibchen hingegen zwei Narben, eine oberhalb des Gefäßes, die andere unterhalb von demselben. Es ist mir unverständlich, daß A. Schneider (51), der angibt, Hoden untersucht zu haben, von zwei Narben spricht und sie auch abbildet; es dürfte sich wohl um eine Verwechslung mit Ovarien gehandelt haben. Die Form der Narben ist eine längliche, oft ist sie auch birnförmig, indem ein Faserzug zum Gefäß verfolgbar ist; die Begrenzung ist eine zackige. Die Lage der Narben (*N*) ist aus der Skizze Fig. P, die uns

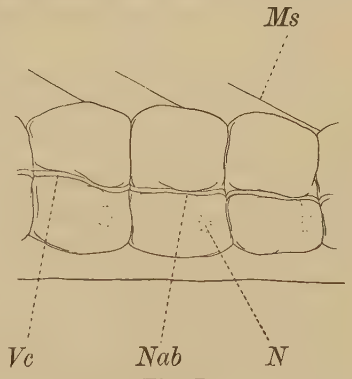


Fig. P.
Hoden eines erwachsenen Tieres. 25 : 1.
Ms Myoseptum, *N* Narbe, *Nab* Nabel, *V. c* Vena cardinalis.

einige mittlere Hoden bei auffallendem Lichte zeigt, ersichtlich. Unmittelbar vor der Laichung nehmen die Gonaden derart an Umfang zu, daß ihre Höhe zwei- bis dreimal so groß wird als ihre Breite. An den Ovarien ist da meist von den Narben nicht viel zu sehen, dagegen schimmert die sekundäre Keimhöhle, die einen engen, tiefen Spalt darstellt, durch den Überzug durch, so daß es bei schwacher Vergrößerung so aussieht, als ob die Ovarien an der betreffenden Stelle einen Riß hätten.

Die Form der Gonaden ist jedoch nicht immer eine so regelmäßige wie in unserer Skizze. Besonders bei ganz großen Tieren zeigen sich manche Unregelmäßigkeiten, die man als den Ausdruck eines „Kampfes der Teile" auffassen kann. Es kommen nämlich Gonaden vor, die ganz verkümmert sind; auf ihre Kosten sind dann die benachbarten Gonaden zu ganz unförmigen Massen ausgebildet, die oft zwei- bis dreimal so breit sind als die normal entwickelten.

Die Zahl der funktionierenden Gonaden jeder Seite beläuft sich auf 23—27 und zwar beginnt die Gonadenreihe im 9.—11. Segment. Vorn und hinten spitzt sich die Reihe zu, indem ihre Elemente an Größe abnehmen; die vorderste und hinterste Gonade sind sehr niedrig und oft nicht einmal halb so groß als die mittlern. Den funktionierenden, Geschlechtsprodukte liefernden Gonaden schließen sich vorn und hinten noch einige metamere Zellhaufen an, die ab und zu noch die Struktur der Keimdrüsen erkennen lassen; es handelt sich um rudimentäre Gonaden. Ihre Zahl ist wechselnd (1—4).

Was die Blutversorgung der Geschlechtsorgane anlangt, habe ich noch einiges nachzutragen. Das Gefäß, das an den Gonaden vorüberzieht, und an dem Nabel mit ihren Lacunen communiciert, ist, wie Legros (33) zeigte, die Vena cardinalis und zwar entweder die V. card. ant. oder post., je nachdem es sich um die Region vor oder hinter dem Ductus Cuvieri, der in der Gegend des 27.—28. Segments entspringt, handelt. Die Cardinalis posterior nimmt rechts aus der Caudalvene ihren Ursprung, links ist, offenbar infolge der asymmetrischen Lage des Afters, eine derartige Verbindung nicht vorhanden. Außerdem stehen die Cardinales in Verbindung mit Septalarterien, die an der Innenseite der Myosepta verlaufen. Das Lacunensystem der Hoden kann, wie schon gesagt, nicht direkt mit dem der Ovarien homologisiert werden; doch können beide auf eine einheitliche Anlage zurückgeführt werden, nämlich auf Gewebs-

spalten, die sich zwischen den Elementen der primitiven Keimballen vorfanden.

Im speciellen zeigen sich hier einige Unterschiede zwischen den beiden Geschlechtern. Bei dem Männchen geht die Cardinalvene direkt in die Lacunen über, ohne daß zunächst irgendwelche von einander gesonderte Blutbahnen unterschieden werden könnten, bei den Weibchen hingegen entspringen, wie NEIDERT u. LEIBER gezeigt, aus der Cardinalis mehrere Gefäßzweige (6 und mehr), die sich rasch verzweigen und erst dann in ein Lacunennetz sich auflösen.

Wie NEIDERT u. LEIBER für die Ovarien nachgewiesen und wie ich es schon an anderer Stelle (71) betont, stehen die Gonaden mit keinem Blutgefäß außer der V. cardinalis in Verbindung. E. BURCHARDT (10) behauptet allerdings, daß die Stiele auch bei reifen Gonaden erhalten bleiben und ein Gefäß enthalten, welches mit der Septalarterie in Verbindung steht; das Blut würde demnach aus der Septalarterie in die Gonadenlacune einströmen und seinen Abfluß in die Cardinalvene nehmen. Den Ausführungen BURCHARDT's schließt sich auch K. C. SCHNEIDER (52) an. Wie wir sahen, ist schon auf der letzten Entwicklungsphase der Keimdrüsen kein derartiger Stiel mehr vorhanden, geschweige denn bei reifen Gonaden; das Vorhandensein einer solchen Arterie ist daher wohl als ausgeschlossen zu betrachten. Die Gonaden erhalten also ihr Blut einzig und allein aus der Cardinalvene; die Weite des Gefäßeintritts läßt es wohl sehr wahrscheinlich erscheinen, daß hier ein Blutwechsel stattfindet; vielleicht kommt die Bluterneuerung dadurch zustande, daß die Gonadenlacunen sich von Zeit zu Zeit völlig in die Cardinalis entleeren, um dann wieder mit neuem Blut gefüllt zu werden. Dabei handelt es sich wohl vor allem um eine Versorgung der Keimdrüsen mit Nährstoffen, die respiratorische Funktion des Blutes dürfte erst in zweiter Linie in Betracht kommen. Seinen Abfluß nimmt das Blut der Cardinalvenen durch den Ductus Cuvieri und die ihm homodynamen Quervenen. Das aus der Caudalvene in die Cardinalvene eintretende Blut durchströmt ein im morphologischen Sinn rein venöses Capillarlacunensystem, um sich wieder in größern Blutgefäßstämmen zu sammeln. Ein derartiges venöses Netz wird im allgemeinen als Pfortadersystem bezeichnet. Wir können also bei Amphioxus von einem Genitalpfortadersystem sprechen; den caudalwärts von den Gonaden liegenden Teil der Cardinalis posterior können wir daher als Genitalpfortader bezeichnen.

V. Excrete in der Keimdrüse.

Wie ich es schon in einem der vorhergehenden Kapitel dargetan, tritt bei Männchen unmittelbar vor der Reife in der Keimdrüse eine sog. Excretleiste auf, ein Haufen von kleinern Zellen des Kammerteiles des Keimepithels, welche gelbliche Concremente enthalten; Keimzellen sind an dieser Stelle sehr spärlich. Die Kerne der kleinen Zellen zeigen anfangs dasselbe färberische Verhalten wie die Kerne der Keimzellen; später zeichnen sie sich meist durch eine intensivere Färbekraft aus, ähnlich wie die übrigen kleinen Kerne des Keimepithelverbandes. Das Plasma der Zellen der excretorischen Zone beginnt bald Differenzierungen einzugehen. Es nimmt eine körnige Beschaffenheit an; die Körnchen sind anfangs nur schwer von der Grundsubstanz zu unterscheiden, sie sind farblos, d. h. sie tingieren sich so wie das übrige Plasma. Allmählich nehmen die Körnchen an Größe zu und zeichnen sich durch eine gelbliche Färbung aus, sie tingieren sich bei Anwendung der oben beschriebenen Färbungsmethoden nun nur sehr schwach oder gar nicht. Das Plasma der erwähnten Zellen wird von diesen gelben Körnchen so stark erfüllt, daß seine übrigen Strukturen sehr zurücktreten. Die Körnchen vergrößern sich und gehen miteinander Verschmelzungen ein, woraus größere Körner resultieren. Oft bleibt es bei diesem Verhalten, meist bilden sich jedoch noch größere Concremente, die bald eine körnige Struktur zeigen, bald als homogene kuglige Ballen auftreten, sie sind dann meist von einem hellen Hof umgeben. Der Kern liegt diesen Ballen und Schollen oft sehr eng an und zwar hat er eine halbmondförmige Gestalt oder zeigt wenigstens einen konkaven Rand, mit dem er sich der Scholle anschmiegt. Wenn das Plasma der Zellen mit Concrementen ganz erfüllt ist, so beginnt es zu zerfallen; die Zellgrenzen schwinden und ebenso alle andern plasmatischen Strukturen, nur die Kerne bleiben noch bestehen und liegen in die formlosen Körnchen- und Schollenmassen eingebettet. Die Fig. 30, welche einem Männchen von 27 mm Länge entstammt (demselben wie Fig. 27), und auch Fig. 16 a u. b geben uns Auskunft über die geschilderten Prozesse. In Fig. 30 sehen wir alle Entwicklungsstadien der gelben Körnchen. An dem obern und an dem untern Rande befinden sich Anfangsstadien; die hier in Betracht kommenden Zellen sind inbezug auf die Größe und den Kern von den Keimzellen gar nicht zu unterscheiden, auch in

Fig. 16b liegt eine größere Scholle einem zwar etwas länglichen aber sonst den Keimzellenkernen äußerst ähnlichen Kern an. Es scheint, daß während der Zellfunktion d. i. der Excretion eine Schrumpfung des Kerns erfolgt, die später durch eine Degeneration des letztern abgelöst wird. Die Lappung, welche wir in Fig. 30 an mehreren Kernen wahrnehmen können, dürfte wohl als der Vorbote der Degeneration aufgefaßt werden; dieser Lappung folgt eine Schrumpfung oder vielleicht auch ein Zerfall der Kerne; Fig. 30 zeigt mehrere derartige Kerne oder Kernbrocken, die keine deutlichen Strukturen mehr erkennen lassen. Die erwähnten Concremente treten nicht nur im Keimepithel auf, sondern auch in der benachbarten Partie des Kammerepithels; entsprechend deren Zellenarmut, kann die Abscheidung der Concremente hier keinen so großen Umfang annehmen wie im Keimepithel. Den Beginn der Bildung der Concremente im Kammerepithel zeigt uns Fig. 16a; der Zellkörper der Kammerepithelzellen hat sich sehr vergrößert, auch haben sich die Zellen vermehrt. Das Plasma zeigt feine Körnchen, die zum Teil schon einen gelblichen Ton angenommen haben. In Fig. 30 ist dieser Vorgang bereits weiter fortgeschritten. Einige Zellen des Kammerepithels zeigen Auftreibungen, die größere Schollen enthalten; ein Kern ist noch verhältnismäßig groß, während die andern bereits viel kleiner sind als die normalen Epithelkerne.

Das spätere Schicksal der Körnchenmassen des Keimepithels ist bereits aus den Figuren zu ersehen. Nachdem der Zerfall des Plasmas erfolgt ist und infolge der abgelagerten Schollen die betreffende Zone an Dicke zugenommen hat, lösen sich die Concrementmassen mit ihren Kernen von ihrem Mutterboden los und kommen in die Keimhöhle zu liegen. Es ist möglich, daß sich ein Teil der Concremente in der Keimhöhlenflüssigkeit auflöst, der größere Teil bleibt jedoch in der Genitalhöhle liegen. Ich fand in einigen reifen Hoden, die mit Spermien erfüllt waren, Anhäufungen dieser Concremente mit dunkel sich färbenden Kernbrocken im Centrum der Keimhöhle schon nahe an der Narbe, rings umgeben von Spermienmassen. Da die Spermien später nach außen entleert werden, müssen wir annehmen, daß auch die Concremente, welche, wie gesagt, in die Spermienmassen eingebettet liegen, nach außen gelangen.

Ganz ähnliche Concremente finden sich auch in den Ovarien; ihre Lage ist aber nicht so constant wie in den Hoden. Bereits Neidert[1]) beobachtete, wie ich seinen Notizen entnehme, an Ovarien

1) Vgl. das Vorwort in der Arbeit von Neidert u. Leiber.

und zwar an Totalpräparaten einzelne gelblich gefärbte Bezirke, er nannte sie „gelbe Flecke“. Unter seinen Schnittpräparaten fanden sich mehrere, in denen derartige gelbe Flecke getroffen waren; in Fig. 31 bilde ich einen solchen Schnitt ab. Es handelt sich, wie wir sehen, um eine gelbliche Schollenmasse, die mehrere kleine dunkel tingierte Kerne enthält. Vergleichen wir dieses Bild mit Fig. 16 oder 30, so können wir leicht erkennen, daß die beiden Bildungen einander sehr ähnlich sind. Es darf uns nicht befremden, daß die Schollen in Fig. 31 etwas dunkler sind; die Präparate von Neidert sind nämlich mit Delafield’s Hämatoxylin und Boraxkarmin gefärbt worden, wobei die Schollen ziemlich viel Hämatoxylin festgehalten haben; um nicht fehlzugehen, habe ich sie in demselben Helligkeitston wiedergegeben, wie ihn das Präparat aufweist. Mit den Schollenmassen, die sich in der männlichen Genitalhöhle finden, stimmen die Concremente der Ovarien sonst in allen Punkten so genau überein, daß es sich nur um identische Bildungen handeln kann.

Was die Lage dieser Concremente in den Ovarien anlangt, so ist sie sehr wechselnd. Bald finden sie sich im obern Abschnitt, bald im untern, bald in den centralen Teilen. Ihr Mutterboden ist gleichfalls das Keimepithel; histologisch sind sie also in jeder Beziehung den Hodenconcrementen homolog. Entsprechend der Orientierung des weiblichen Keimepithels kommen die Concremente gegen die Perigonialhöhle (primäre Keimhöhle) zu liegen. Sie buchten das Follikelepithel in dieselbe vor und bilden schließlich rundliche Ballen, die ähnlich wie reife Eier ringsum von Follikelepithel umgeben sind. Nur an einer Stelle bleiben sie mit dem Keimepithel in Verbindung. Fig. 31 stellt den Anschnitt eines solchen Schollenhaufens dar, die Concrementmassen sind daher ringsum von Follikelepithel umgeben. Zwischen den Concrementen einerseits und dem Follikelepithel andrerseits ist ein leerer Zwischenraum zu erkennen; es ist höchst wahrscheinlich, daß es sich ähnlich wie in den Eifollikeln um eine Blutlacune handelt, doch da keine deutlichen Gerinnsel nachzuweisen waren (die Conservierung des Präparats scheint überhaupt nicht ganz befriedigend gewesen zu sein), habe ich den Zwischenraum weiß gelassen. Der Raum außerhalb des Follikels gehört zu der primären Keimhöhle, die zum Teil gefaltete Epithellamelle rechts ist mithin die Perigonialhülle. Ähnlich wie in den Hoden enthält auch hier die äußere Wandung der Lacune, in unserm Falle also das Follikelepithel, Concremente eingelagert. Das weitere Schicksal

der Schollen in den Ovarien konnte ich nicht direkt feststellen; sehr wahrscheinlich ist es, daß sie mit den Geschlechtsprodukten ebenso wie bei Männchen nach außen entleert werden, zumal alle Bedingungen für eine solche Entleerung gegeben sind.

Es fragt sich nun, was für eine Funktion, was für eine Bedeutung für den Organismus diese Concremente haben könnten. Man könnte zunächst annehmen, daß es sich um Reservestoffe der Geschlechtsprodukte handelt; besonders was die Hoden anlangt, könnte man versucht sein, diese Concremente als Homologa des Dotters zu betrachten, doch spricht schon ihre Übereinstimmung mit den Ovarialconcrementen dagegen. Gegen eine Auffassung als Reservestoffe spricht auch ihr Auftreten in dem äußern Überzug der Keimdrüse, wo sie für die Keimprodukte keine Verwendung finden können, außerdem wird die Keimdrüse während ihrer Funktion so reichlich mit Blut versorgt, daß eine Aufspeicherung von Nährstoffen in diesem Sinne zwecklos wäre. Dazu kommt noch, daß die Concremente nicht ganz constant auftreten; in vielen Gonaden habe ich keine finden können. Viel wahrscheinlicher als die erste Annahme ist die Deutung der Concremente als Excrete. Ihr ganzes Schicksal spricht dafür, daß es sich um Stoffe handelt, die im Organismus keine Verwendung finden können und daher in diesem so reichlich mit Blut versorgten Organe abgelagert werden, um schließlich nach außen zu gelangen. Diese Annahme findet ihre Bestätigung in der Reaktion der fraglichen Concremente bei der Murexidprobe, die ich folgendermaßen anwandte. Die vorher in Balsam untersuchten Schnitte wurden in Xylol ausgewaschen, durch Alkohol in Wasser übergeführt und im Thermostaten getrocknet. Hierauf brachte ich unter der Lupe mit einem feinen Glasfaden ein kleines Tröpfchen Salpetersäure auf die Stelle des Schnittes, wo sich die Concremente befanden; die Salpetersäure wurde nun im Thermostaten bei 60° C eingedampft. War der Tropfen sehr klein, so blieb der Schnitt schön gestreckt und ließ alle seine Teile erkennen; die Concremente nahmen nach dieser Behandlung einen bräunlichen Ton an. Es wurde darauf Kalilauge oder Ammoniak zugesetzt und die Reaktion unter dem Deckglas verfolgt. Der bräunliche Ton der Concremente ging in einen schwach rosaroten über; am besten ließ sich die Reaktion mit Objektiv 5 Leitz verfolgen. Bei stärkerer Vergrößerung treten die Diffraktionserscheinungen zu sehr in den Vordergrund, was eine Unterscheidung dieser zarten Farbennuancen sehr erschwert.

Die Concremente der Amphioxusgonaden bestehen also offenbar aus einer harnsauren Verbindung oder enthalten eine solche; sie sind mithin als Excrete aufzufassen. Die Keimdrüse von Amphioxus fungiert also auch als Excretionsorgan. Sie nimmt in dieser Beziehung eine Mittelstellung ein zwischen einer Speicherniere und einer ihre Produkte ständig entleerenden Niere.

Der reichliche Zufluß des Blutes dürfte hier vor allem ausschlaggebend sein und sein langsamer Wechsel in der Gonadenlacune infolge des einseitigen Anschlusses der letzteren an die V. cardinalis. Wir können uns nun auch erklären, warum Excrete nicht nur im Keimepithel sondern auch im Überzugsepithel auftreten.

Die excretorische Funktion der Geschlechtsorgane von Amphioxus steht nicht einzig da in der Tierreihe, sondern es sind auch von andern Tierklassen einige derartige Befunde bekannt. In der letzten Zeit wies RUSSO (50) nach, daß die Keimdrüsen der Holothurien zeitweise als Excretionsorgane fungieren. Es handelt sich hier allerdings um eine Verschleppung der Excrete durch Wanderzellen; dies zeigt uns jedoch immerhin, daß eine derartige Funktion den Geschlechtsorganen nicht unzuträglich ist. Mein Freund Dr. K. THON teilte mir mit, in den Ovarien von Hydrachniden seltsame Concremente gefunden zu haben, er hatte auch die Güte, mir seine Präparate zu zeigen. Die Concremente der Hydrachniden entsprechen genau denen in den Ovarien von Amphioxus, ja sie sind ihnen zum Verwechseln ähnlich. Es dürfte sich also in diesem Falle auch um eine excretorische Funktion der Gonaden handeln.

Die morphologische Bedeutung dieses Befundes bei Amphioxus will ich in einem spätern Kapitel besprechen.

VI. Histologisches.

Die Narbe.

Ein ganz eigenartiges Organ ist die schon vielfach erwähnte Narbe, deren verschiedene Entstehung in beiden Geschlechtern wir bereits kennen gelernt haben; wir wollen nun noch auf ihren histologischen Bau etwas genauer eingehen.

Sowohl auf Querschnitten als auch auf Frontalschnitten präsentiert sich die Narbe als ein sphärisches Zweieck, dessen laterale Seite

von der medialen an Convexität bedeutend übertroffen wird. Die Form der Narbe ist also die einer Linse, nur daß ihr Rand, wie schon oben bemerkt, gezackt ist. Die innere (also laterale) Fläche der Narbe zeigt im Centrum oft eine Einsenkung und zwar meist nur bei jungen Tieren, später wird diese Grube verwischt. Die Hauptmasse der Narbe besteht aus einem Gewirre von spindeligen Zellen, deren Plasma größtenteils in Fasern, die ein feines Netzwerk bilden, umgewandelt ist. Es handelt sich um ein zartes fasriges Bindegewebe, das allerdings viel reicher an Zellen ist, als ähnliche Gewebsformen anderer Wirbeltiere. Burchardt (10) hat die bindegewebige Natur der Narbe richtig erkannt, er hält sie jedoch für ein zelliges Bindegewebe, welches keine Fasern enthalten soll; im übrigen kann ich der Darstellung, welche er von der Narbe gibt, noch weniger beipflichten. Er spricht von mehreren Zellschichten, von deren Vorhandensein ich mich ebensowenig wie Neidert u. Leiber überzeugen konnte, auch die Figur, die er von der Narbe gibt, entspricht wenig der Wirklichkeit. Wie bereits Neidert u. Leiber zeigten, handelt es sich in der Narbe um eine circuläre Anordnung von Fasern. Dies trifft allerdings nur für jugendliche Narben zu, bei erwachsenen Tieren konnte ich von einer solchen Anordnung nichts mehr wahrnehmen, die Narbe wird da durch ein regelloses Fasergewirre dargestellt. Neidert u. Leiber sprechen von Lücken, die in der Narbe vorhanden sein sollen. Ich konnte an gut fixierten Objekten von solchen Lücken nichts erkennen, weshalb ich es für wahrscheinlich halte, daß die betreffenden Lücken auf Schrumpfung zurückzuführen sind.

Was die chemische Beschaffenheit der Narbenfasern anlangt, so handelt es sich in den ersten Entwicklungsstadien um collagene Bindesubstanz, denn die Fasern färben sich nach der Methode von Apáthy, die ja der Van Gieson-Färbung sehr nahe steht, intensiv rot und bei Behandlung mit Pikroindigkarmin blau oder blaugrün. Die Fasern entwickelter Narben geben jedoch nicht mehr diese Farbenreaktion. Sie färben sich nur mit Ammoniumpikrat oder Pikrinsäure und heben sich dadurch scharf ab von der roten resp. blauen Stützlamelle. Mit Mallory's Hämatoxylin tingieren sich auch Narbenfasern erwachsener Tiere sehr intensiv; für die Heidenhain'sche Schwärzung sind sie nicht empfindlich. Außer den Fasern und Kernen finden sich im Narbengewebe kuglige Körper von durchaus homogener Beschaffenheit (Fig. 26, 32, 33 *hk*) zwischen die Fasern eingebettet. Sie färben sich sehr intensiv mit Pikrinsäure

und Ammoniumpikrat, durch Hämatoxylineisenlack werden sie geschwärzt und lassen sich fast gar nicht entfärben. Sie zeigen mithin ein ähnliches färberisches Verhalten wie die Kiemenstäbe. Diese homogenen Kugeln sind meist von einem hellen Hof umgeben, der vielleicht auf teilweise Schrumpfung der erstern bei der Fixierung zurückzuführen sein dürfte.

Die Anordnung der besprochenen Narbenelemente zeigt uns Fig. 33, die einen centralen Querschnitt der Narbe eines erwachsenen Männchens darstellt. Oben sehen wir noch einen Teil des Längsgefäßes, welches von einer dicken Stützlamelle umgeben ist, die sich zwischen der Narbe und dem Atrialepithel nach unten fortsetzt. Das Keimepithel des Nabels geht direkt in das Narbengewebe über. Zunächst zeigt es noch eine epitheliale Anordnung, weiter unten dagegen verschwindet letztere vollkommen und macht dem fasrigen Gewebe Platz. Die Fasern zeigen an den Rändern der Narbe vorwiegend einen schrägen Verlauf, sie spannen sich zwischen der Stützlamelle und der lateralen Fläche aus; die letztere wird durch ein dichteres Gefüge von Fasern charakterisiert, man könnte fast von einer lateralen Stützlamelle sprechen. Die mediale, also eigentliche Stützlamelle verschmälert sich gegen das Centrum der Narbe, wo sie nur durch einen ganz feinen Kontur angedeutet wird. Im centralen Bereich sehen wir die Narbenfasern in einen mit der Oberfläche mehr parallelen Verlauf einbiegen.

Die Kerne der Narbe sind von verschiedener Größe; die meisten haben eine ovale Form, die auf Schnitten rund aussehenden Kerne sind wohl als quergetroffene ovale Kerne zu deuten. Die Kerne sind sehr hell, ihr Chromatingerüst ist nur spärlich. Die schon erwähnten kugligen Körper sehen wir von circulär verlaufenden Fibrillen umgeben, die sich jedoch in andere Fasersysteme fortsetzen. Das Atrialepithel, welches die Narbe überzieht, verdünnt sich, ebenso wie die Stützlamelle in der centralen Region der Narbe sehr stark, auch ist es, wie oben angedeutet, in diesem Bezirke sehr schwach pigmentiert. Die Narben der Ovarien zeigen trotz ihrer etwas abweichenden Entwicklung genau denselben Bau wie die männlichen Narben, man vergleiche nur Fig. 32 mit Fig. 42, in welch letzterer beide Narben eines Ovars central getroffen sind.

Sehr instruktiv ist die Fig. 33, welche einen Flachschnitt, also einen Sagittalschnitt der Narbe darstellt und zwar seine centrale Partie. Sie zeigt uns deutlich, daß es sich in der Narbe um wirkliche Fasern handelt.

Die Hüllen der Keimdrüse.

Die reifen Keimdrüsen haben zweierlei Hüllen, einerseits das „viscerale“ Blatt des Kammerepithels, andrerseits die Genitalkammerwand; die letztere ist zum größten Teil von Atrialepithel überzogen, welches sich, wie schon erwähnt, an den beiden Ligamenten umschlägt, nur ein kleiner Bezirk der Genitalkammerwand grenzt direkt an die Muskeln. An den Ovarien kann man noch eine dritte Hülle unterscheiden, die sich aus dem Keimepithel selbst differenziert hat, nämlich das Follikelepithel. Stieda (58) spricht bereits von einer bindegewebigen kernhaltigen Hülle, er konnte wahrscheinlich die verschiedenen Hüllen, die bei reifen Gonaden einander sehr eng anliegen, nicht unterscheiden, sie imponierten ihm dann als ein kernhaltiges Bindegewebe. Langerhans (31) unterschied an den Ovarien 3 Hüllen; die mittlere, die vielleicht der Perigonialhülle entspricht, faßt er als Muscularis auf; er spricht aber auch bei den Hoden von 3 Hüllen, einer bindegewebigen, einer locker aufliegenden muskulösen und einem „Peritonealüberzug“ (Atrialepithel); was für ein Gebilde seiner muskulösen Hülle entsprechen soll, ist mir ganz unklar, wahrscheinlich handelte es sich um eine künstliche Abhebung des parietalen Kammerepithels. Neidert u. Leiber (41) geben eine klare Darstellung von den Hüllen der Ovarien; sie halten es nicht für unmöglich, daß die Perigonialhülle muskulöse Elemente enthält.

Was zunächst die Kammerwand anlangt, so stellt sie eine verhältnismäßig starre Hülle dar, die zwar dem Wachstum der Keimdrüse folgt, beim Einschrumpfen der Keimdrüse nach ihrer Entleerung aber nur wenig einsinkt. Der innere Epithelbelag der Kammerwand ist ein Plattenepithel, das fast kein Plasma unterscheiden läßt. Seine Kerne sind linsenförmig und tingieren sich meist sehr dunkel. In der Flächenansicht zeigt das Kammerepithel zackige Zellgrenzen, ähnlich wie das Peritoneum der Cranioten, sie treten nach Behandlung mit Silbernitratlösung sehr scharf hervor. Zwischen dem Kammerepithel und dem Atrialepithel befindet sich eine Schicht von Stützsubstanz, die bei ältern Tieren meist ganz homogen ist; bei jüngern Tieren ist auf Querschnitten eine Faserung zu erkennen, die, wie Flächenanschnitte zeigen, auf einen Aufbau aus feinen Lamellen zurückzuführen ist. Die Stützsubstanz dürfte wohl von dem Kammerepithel gebildet werden, denn das Atrialepithel ist von ihr oft abgehoben. Dieses Stützlamellensystem beherbergt

die Vena cardinalis, die durch einen einfachen Spalt in der Bindesubstanz dargestellt wird. Ein Endothel fehlt, wie ich schon an anderer Stelle gezeigt, vollkommen. Nur bei ganz ausgewachsenen Tieren findet sich innerhalb der Stützsubstanz in der Nähe des Gefäßes hier und da ein Kern, der oft von dem Gefäßlumen durch eine Lamelle getrennt wird. An der Stelle, wo das Gefäß in die Gonade eintritt, schlägt sich der innere Teil der Lamelle, entsprechend dem Kammerepithel um und geht, sich stark verdünnend, in die feine Bindesubstanzlamelle zwischen dem „visceralen“ Kammerepithel und Keimepithel über. Das die Gonade überziehende Kammerepithel ist besonders für den Hoden von großer Wichtigkeit, weil es die äußere Wandung der Lacune bildet. Die Beschaffenheit des visceralen Blattes ist im allgemeinen dieselbe wie die des Wandepithels der Kammer; nur an den Umschlagstellen ist es plasmareich und zeichnet sich durch plumpere Kerne aus. Das Überzugsepithel des Hodens grenzt sich gegen das Keimepithel, insofern es nicht durch Lacunen von demselben getrennt ist, durch eine feine Lamelle von Bindesubstanz ab, die direkt in die Zellgrenzen der Keimzellen übergeht. Außer der Bindesubstanz liefert das Überzugsepithel auch Muskelfasern; so glaube ich wohl faserige Gebilde, die sich mit Heidenhain's Eisenhämatoxylin intensiv schwärzen, deuten zu dürfen. K. C. Schneider (52) hat auch diese Fasern gesehen. Fig. 35, welche einen Schnitt durch das Keimepithel des Hodens darstellt, zeigt uns derartige Fasern; die Kerne liegen ihnen sehr innig an und es scheint fast, als ob sie zum Teil in die Fasern selbst eingebettet wären. Die Fasern sind in einer Schicht angeordnet und durchflechten sich, wie Flächenanschnitte zeigen, in allen möglichen Richtungen, so daß man nicht von mehreren gesonderten Fasersystemen sprechen kann. Nach andern Methoden sind diese Fasern meiner Erfahrung nach nicht darstellbar.

Ähnliche Fasern sind auch in der Perigonialhülle der Ovarien nachweisbar. Die beiden Epithellamellen dieser Hülle werden durch Bindesubstanz getrennt. Der Außen- wie der Innenseite dieser Bindelamelle liegt ein System von Muskelfasern auf; die äußern Fasern, die eine parallele Anordnung zeigen, haben einen mehr vertikalen Verlauf; die innern Fasern, untereinander gleichfalls parallel, kreuzen sie in einem fast rechten Winkel, indem ihnen ein mehr wagrechter Verlauf zukommt. Auf Querschnitten (Fig. 36a) sind die äußern Fasern meist als längere Züge zu unterscheiden, während die innern durch dunkle Punkte markiert werden; Flächen-

anschnitte (Fig. 36 b) zeigen uns deutlich die Durchkreuzung beider Fasersysteme. Die Lage der Fasern macht es wahrscheinlich, daß die äußern Fasern ihren Ursprung dem Kammerepithel zu verdanken haben, die innern hingegen dem Perigonialepithel, das wir aus dem Keimepithel hervorgehen sahen. Das Follikelepithel der Eier bildet eine äußerst feine Lamelle und läßt keine Fasern oder Bindesubstanz unterscheiden; sonst ist es genau so beschaffen wie das Kammerepithel, seine Zellen haben auch eine zackige Begrenzung.

Keimzellen und ihre Produkte.

Ausführliche Angaben über die weiblichen Keimprodukte finden sich in den Arbeiten von Van der Stricht (60), Sobotta (57) und Neidert u. Leiber (41), weshalb ich mich auf die männlichen Geschlechtsprodukte beschränken kann.

Was das männliche Keimepithel anlangt, so haben wir seine Differenzierung schon bei der Entwicklung der Gonaden kennen gelernt, nur einiges betreffs der kleinen Zellen hätte ich noch nachzutragen. Diese Zellen könnten als sog. „Stützzellen“ aufgefaßt werden, doch scheint diese ihre Rolle nur eine vorübergehende zu sein, denn im Keimepithel reifer Hoden ist von diesen Zellen keine Spur mehr vorhanden. Im allgemeinen machen die kleinen Zellen nicht den Eindruck von Stützgebilden (vgl. Fig. 16 a und b), nur in einem Falle beobachtete ich eine Anordnung der kleinen Zellen, die sehr an die Stützelemente des Craniotenhodens erinnert (Fig. 34). Es handelte sich um ein Tier von 19 mm Länge, das mit Osmiumtetraoxyd fixiert war; alle Gewebe außer dem Keimepithel waren sehr stark maceriert, es dürfte daher das Keimepithel auch nicht ganz den wirklichen Verhältnissen entsprechen. Die kleinen Zellen sehen wir hier zwischen den Keimzellen angeordnet, sie haben längliche Kerne, die zwischen die großen Zellen eingekeilt sind. Doch glaube ich diese Anordnung der kleinen Zellen als rein zufällig betrachten zu dürfen, denn eine so regelmäßige Verteilung dieser Zellgattung habe ich sonst nie beobachtet. Das Keimepithel des reifen Hodens besteht nur aus einer Zellart, den Ursamenzellen; sie sind einschichtig angeordnet und sind bedeutend kleiner als die indifferenten Geschlechtszellen, was sich aus einer Vergleichung der Fig. 35 mit den andern Figuren (etwa Fig. 34), welche beide in genau der gleichen Vergrößerung gezeichnet sind, ergibt. Die Kerne der Ursamenzellen lassen einen centralen Nucleolus unterscheiden.

Außerdem sitzen der Kernmembran mehrere nucleolenartige Gebilde auf, wie sie auch in jungen Eiern zu sehen sind (vgl. Fig. 41). Die Spermatogonien sind kubisch und relativ reich an Plasma. Die weitern Zellgenerationen liegen, wie aus Fig. 35 zu ersehen ist, sehr locker den Ursamenzellen auf. Die Spermatocyten sind in unserer Figur fast alle auf dem Knäuelstadium. So war es leider bei allen untersuchten Tieren, weshalb mir nicht möglich war, die Vorgänge der Spermatogenese, was ja übrigens außerhalb des Bereiches dieser Arbeit liegt, genauer zu untersuchen. Die Spermatogenese dürfte sich sehr rasch im Laufe des Winters vollziehen, mein Material ist aber im Sommer und im Herbst conserviert worden. Oberhalb der Region der Spermatocyten finden sich in unserm Präparat Spermatiden, die schon einen Schwanz hervorsprossen lassen. In einem Falle beobachtete ich (Fig. 27), daß die Spermatiden zu vieren in einer gemeinsamen Hülle lagen; dieser Befund legt den Gedanken nahe, daß wir in jeder solchen Gruppe die 4 Abkömmlinge je einer Spermatocyte I. Ordnung vor uns haben; doch beobachtete ich einmal auch 5 Spermien beisammen, Langerhans (31) will sogar 7 Schwänze aus einer derartigen Hülle hervorragen gesehen haben. Eine sichere Deutung dieses Befundes ist mir daher vorderhand nicht möglich.

Die reifen Spermatozoen liegen, wie schon oben beschrieben, in der Keimhöhle zu Strängen angeordnet. Bei einer Verletzung des Hodens treten sie als eine milchige Flüssigkeit zutage. Sie sind im Jahre 1843 von Kölliker (26) entdeckt worden; später beschrieb sie wieder Langerhans (31) und zwar soll nach seinen Angaben der Kopf reifer Spermien herzförmig sein. Sobotta (57) fand hingegen den Spermienkopf an Eisenhämatoxylinpräparaten kugelig, wie ihn Kölliker beschreibt; mitunter sah er hinter dem Kopf noch ein Körnchen, in einigen Fällen eine halbmondförmige Masse. Waldeyer (65) untersuchte auch die Amphioxusspermien; er bestätigt im wesentlichen die Angaben Sobotta's und hält die Spermien, welche Langerhans beschrieben, für unreife Stadien.

Die Spermien, die ich untersuchte, sind aus dem Monat Juni und zwar stammen sie von Tieren, die im hiesigen Institut gehalten wurden. Sie können wohl als reif angesehen werden, denn die Laichzeit des Neapler Amphioxus fällt in diese Jahreszeit. Was zunächst die äußere Form anlangt, so gibt uns Fig. 37 darüber Auskunft; sie stammt von einem Abstrichpräparat, das mit Eosin gefärbt wurde. An dem Kopf können wir eine Pars anterior und

eine Pars posterior unterscheiden; die erstere bildet einen Kegel, der mit seiner Basis der kugligen sich dunkel färbenden Pars posterior aufsitzt. Die Pars anterior kann wohl als Perforatorium gedeutet werden. Der Pars posterior schließt sich ein etwa halbmondförmiges Mittelstück an, welches sich in den feinen Schwanz auszieht. Den feinern Bau der Spermien können wir an Präparaten, die mit Hämatoxylin und Rubinammoniumpikrat gefärbt sind, studieren. Fig. 28 gibt uns ein solches Präparat wieder. Der Spieß läßt zwei Abschnitte unterscheiden, eine vordere Kappe, die oft eine feine Längsstreifung erkennen läßt und eine hintere basale Zone. Die Pars posterior des Kopfes ist kuglig, bei mittlerer Einstellung (f) zeigt sie in ihrer hintern Fläche eine kleine Vertiefung. Im Gegensatz zu Spermien anderer Tiere, die meist basophil sind, zeigt dieser Teil ein acidophiles Verhalten, indem er sich sowohl mit Rubin wie auch Eosin intensiv rot färbt. Das Mittelstück weist in unserm Bilde eine sehr verschiedene Form auf; bei a, b, c und e übertrifft es den Kopf an Breite, während es in d und f relativ schmal ist. Die letztere Form dürfte dem reifen Spermium entsprechen, sie war auch bei den meisten untersuchten Tieren die vorherrschende, die erstere Form war nur spärlich vertreten. Sie gibt uns aber interessante Aufschlüsse über die Formverhältnisse der reifen Spermien. In dem hell gelb gefärbten Plasma sehen wir in a einen schwarzen Querstreifen, der sich bei mittlerer Einstellung (b) in zwei seitliche symmetrische Stücke auflöst; es handelt sich also offenbar um eine ringförmige Bildung. Aus dem Centrum des Ringes entspringt der Schwanz. In e ist der Ring entfärbt, ein feiner schwarzer Punkt stellt den Ursprung des Schwanzes dar. In den reifen Spermien d und f ist der Ring viel kleiner geworden; ihm sitzt ein Körnchen auf, welches sich auch intensiv schwärzt; wir dürften wohl ziemlich sicher gehen wenn wir die beiden sich schwärzenden Elemente als Centrosomen deuten. Die Verhältnisse dieser Centrosomen treten noch deutlicher an Macerationspräparaten, die mit Mallory's Hämatoxylin gefärbt sind, hervor (vgl. Fig. 39). a zeigt uns ein isoliertes Mittelstück das vordere Centrosom ist als ein feines Knöpfchen unterscheidbar. Ebenso wie an seiner Vorderseite hat das Mittelstück auch an seiner Hinterseite eine knopfförmige Verdickung, die in den Faden übergeht (b und c). Das Spermium von Amphioxus besteht demnach (vgl. Schema Q) aus einem Kopf, der eine Pars anterior, die wieder aus einem vordern längsgestreiften und einem

Fig. Q.
Schema des Kopfes eines Amphioxusspermiums. ca. 10000 : 1.

basalen hellern Abschnitt besteht, und eine Pars posterior unterscheiden läßt; an den Kopf schließt sich das Verbindungsstück an, es enthält ein vorderes Centrosom, welches in einer Vertiefung des Kopfes liegt und den Ursprung der Geisel darstellt, und ein von der Geisel durchsetztes ringförmiges Centrosom; beide sind eingebettet in ein hell sich färbendes Plasma, das vielleicht im definitiven Zustand noch weitere Reduktionen erfährt. Auf den Faden setzt es sich eine Strecke fort und bildet eine knopfförmige Verdickung desselben; der Faden selbst läßt keine Differenzierungen unterscheiden.

Die Amphioxusspermien zeigen manche Ähnlichkeiten mit den von Ballowitz (2) beschriebenen Spermien von *Perca fluviatilis*, nur daß den letztern ein Perforatorium abgeht. Durch Maceration erzielte Ballowitz ähnliche Bildungen wie Fig. 39a.

Die Größenverhältnisse des Amphioxusspermiums sind folgende: Gesamtlänge 28—32 μ, Perforatorium 0,8—0,9 μ, Pars posterior des Kopfes 0,8—0,9 μ, Mittelstück 0,5—0,6 μ.

Die Amphioxusspermien sind daher bei weitem die kleinsten in der Wirbeltierreihe.

VII. Die Entleerung der Geschlechtsprodukte.

Die Entleerung, das Ausstoßen der Geschlechtsprodukte aus dem Körper ist zuerst von Kowalewsky (27) beschrieben worden. Er gibt an, daß die Geschlechtsprodukte durch die Mundöffnung entleert werden. Dasselbe weiß auch Hatschek (19) zu berichten. Die spätern Beobachter hingegen, Willey (68), Wilson (69) und Sobotta (57) haben eine derartige Entleerung nie beobachten können, im Gegenteil fanden sie, daß die Keimprodukte aus dem Atrioporus ausgestoßen werden. Wie Sobotta dargetan, haben Kowalewsky und Hatschek wahrscheinlich nicht ganz normale Tiere vor sich gehabt. Der Amphioxus ist nämlich gerade in dieser Beziehung äußerst empfindlich, in Gefangenschaft laicht er bekanntlich nie, trotzdem er sich sonst ganz gut halten kann. Außerdem ist es auch nach den anatomischen Verhältnissen kaum zu verstehen, wie eine Entleerung der Keimprodukte, insbesondere der Eier durch den Mund normalerweise zustande kommen könnte, da sich der Wasser-

strom gerade in entgegengesetzter Richtung durch den Atrialraum bewegt und außerdem die Kiemenspalten sehr eng sind, so daß kaum ein Ei durch dieselben durchtreten könnte. Wie Sobotta angibt, geschieht die Entleerung stoßweise; die Keimprodukte erscheinen dann am Atrioporus in der Form von weißen Wölkchen.

Was die innern Vorgänge bei der Entleerung der Geschlechtsprodukte, mit denen wir uns hier beschäftigen wollen, betrifft, so begnügte man sich früher im allgemeinen mit der Äußerung, die Keimprodukte würden durch „Platzen" der Gonaden in den Peribranchialraum entleert. Nachdem wir gesehen haben, daß die Keimdrüsen nicht einfache formlose Haufen von Geschlechtsprodukten sind, daß sie im Gegenteil in allen Lebensperioden einen sehr gesetzmäßigen Bau haben, wird sich wohl die Frage aufdrängen, wie etwa dieses „Platzen" vor sich gehen soll, damit die normale Gestalt der Gonade erhalten bleibt oder wie nach der Entleerung wieder die normale Form erreicht wird. Legros (32) versuchte bereits, diese Frage im letztern Sinne zu beantworten; nach seinen Angaben sollen die Eier unter vielfacher Zerreißung des Ovars in das Atrium ausbrechen, die Keimdrüse soll sich dann wieder vom Nabel aus regenerieren. Abgesehen davon, daß eine derartige gewaltsame Ausstoßung der Keimprodukte an sich schon sehr unwahrscheinlich ist, konnte ich kein Tier finden, welches sich auf dem Stadium einer solchen Regeneration befunden hätte, trotzdem das meiste Material im Sommer und im Herbst conserviert wurde. Die Beobachtungen Legros' dürften sich wohl auf Tiere beziehen, die sich nicht unter normalen Bedingungen befunden haben. Gegen eine derartige gewaltsame Entleerung der Eier sprechen sich auch Neidert u. Leiber (41) aus. Durch die Betrachtung des Narbenbaues kommen sie zu der Vermutung, daß die Narben den Zweck haben, die Kammerwand zur Zeit der Laichung aufzulösen. Sie nehmen an, daß sich die Narbe ganz auflöst, was, wie wir sehen werden, jedoch nur in beschränktem Maße der Fall ist.

Wenn die Gonaden reif sind, wenn sie von Keimprodukten strotzen, so zeigen sich im Bereiche der Narben einige Veränderungen; die infolge der enormen Ausdehnung der Keimdrüsen schon ohnehin sehr abgeflachten Narben zeigen in ihrem centralen Bereich eine Verdünnung. Die Fasern des Narbengewebes weichen allmählich in der centralen Zone auseinander, die letztere wird daher zu einem Locus minoris resistentiae. Solche Narben dürfte schon Langerhans gesehen haben, denn er spricht von einer verdünnten keimepithel-

freien Stelle der Keimdrüse, während normalerweise die Narbe eine polsterartige Verdickung darstellt und sofort als eine solche auffallen muß. Der Locus minoris resistentiae gibt bald nach und die Keimdrüse bekommt eine Öffnung.

Die Entleerung des Samens verläuft nun sehr einfach. Die Hodenwandung schrumpft sehr stark, es dürfte sich wohl um eine Contraction der beschriebenen Muskelfasern handeln. Die Spermien gelangen in kleinen Ballen durch die Narbenöffnung nach außen. So wird die Keimhöhle sehr stark reduciert. Nach der Entleerung bildet das zusammengeschrumpfte Keimepithel ein ganz unscheinbares Klümpchen; die Genitalkammer hingegen bewahrt ihre Gestalt.

Viel komplicierter ist die Entleerung der Ovarien; während das Sperma bereits in der Keimhöhle liegt und daher direkt nach außen gelangen kann, müssen sich die Eier, die in dem vielfach gefalteten Keimepithel eingebettet sind, zunächst von allen Hüllen befreien, um in die sekundäre Keimhöhle zu kommen, welche durch die Narbenöffnung mit dem Atrialraum communiciert. Was die beiden Narben des Ovars anlangt, so bekommt meist nur die untere eine Öffnung, die obere habe ich nur in sehr wenigen Fällen geöffnet gesehen. Trotzdem die Eier so zusammengedrängt im Keimepithel liegen, verursacht ihre Entleerung keine Zerreißungen des Epithels, denn sie geschieht successive, indem zuerst die dem Lumen der sekundären Keimhöhle zunächst liegenden Eier frei werden und dann erst die andern, welche in tiefen Falten ihren Platz haben. Fig. 40 stellt uns einen centralen Querschnitt durch ein laichendes Ovar dar. Die Mehrzahl der Eier liegt in der Keimhöhle; das Keimbläschen ist bereits verschwunden, denn die Bildung der ersten Polocyte erfolgt, wie Sobotta (57) zeigte, in der Keimhöhle. Das Keimepithel ist durchaus continuierlich und zeigt keine Zerreißungen; im obern Abschnitt des Ovars ist noch ein Ei mit einem Keimbläschen. Es liegt scheinbar in der Perigonialhöhle, es ist nämlich nicht central getroffen; in Wirklichkeit hängt es durch sein Follikelepithel mit dem Keimepithel zusammen. Wie uns die Figur zeigt, erfolgt die Entleerung der Eier in das Atrium einzeln; es ist ein Ei sichtbar, das sich durch die Narbenöffnung hindurchzwängt, eins ist bereits im Peribranchialraum.

Ein Epithelüberzug des Eies zerreißt allerdings, dies ist nämlich das die Begrenzung der secundären Keimhöhle darstellende „viscerale“ Blatt des Kammerepithels. In Fig. 41 sind diese Verhältnisse deutlicher zu erkennen; sie stellt die untere Partie eines Querschnittes durch

ein laichendes Ovar dar. Die meisten Eier liegen schon in der Keimhöhle; sie platten sich gegenseitig ab, so daß ihr Querschnitt sehr verschiedene Formen aufweisen kann. In der obern Ecke des Bildes ist ein entwickeltes Ei zu sehen, das sich noch im Verbande des Keimepithels befindet. Es hat noch einen großen Kern mit dem charakteristischen Nucleolus. Solange sich nämlich die Eier noch in ihren epithelialen Hüllen befinden, bewahren sie das Keimbläschen. Wie SOBOTTA angibt, werden zuweilen auch Eier mit einem Keimbläschen entleert, sie sollen dann unbefruchtet bleiben. Das Ei in der Figur ist eben im Begriffe in die Keimhöhle zu treten. Gegen die Perigonialhöhle zu wird es von dem Follikelepithel umhüllt. Wie NEIDERT u. LEIBER (41) angeben, wird mit der Entwicklung der Eier ihr Blutmantel allmählich ganz rückgebildet; dementsprechend ließen sich auch in unserm Präparat unter der Follikelhülle keine Blutgerinnsel nachweisen. Es ist sehr wahrscheinlich, daß infolge des innern Druckes in den Ovarien die Gefäße comprimiert werden, was offenbar den Vorteil hat, daß es bei dem Austritt der Eier zu keinen Blutverlusten kommt; daß sich letzteres wirklich so verhält, zeigt uns die Tatsache, daß sich in der Keimhöhle laichender Ovarien keine Blutgerinnsel vorfinden. In unserer Figur wird das Ei durch das viscerale Blatt des Kammerepithels von der Keimhöhle getrennt, ein Kern desselben ist deutlich zu sehen. Wenn nun das Ei in die Keimhöhle sinkt, so muß das viscerale Blatt nachgeben und zerreißen; diese Zerreißung des visceralen Blattes dürfte es wohl mit sich bringen, daß es in ältern Ovarien nicht mehr eine continuierliche Epitheldecke darstellt, sondern vielfache Unterbrechungen zeigt. Betrachten wir das Keimepithel in unserer Figur, so sehen wir Partien mit Keimzellen und Strecken die davon vollkommen frei sind und nur kleinere Kerne aufweisen. Die Partien mit kleinen Kernen sind vielfach gefaltet und daher auf dem Schnitt zum Teil von der Fläche getroffen, so daß sie den Eindruck eines Bindegewebes machen. In Wirklichkeit handelt es sich um ein einfaches Epithel, was übrigens bei aufmerksamer Betrachtung leicht zu erkennen ist. Dieses Epithel geht in das Follikelepithel des noch unreifen Eies über, es ist also selbst nichts anderes als Follikelepithel. Die keimepithelfreien Strecken sind also Reste der Hüllen der in die Keimhöhle gefallenen Eier; es dürften wohl auch einige Fetzen des visceralen Blattes den Follikelepithelfalten anhaften, doch der Umfang des Follikelepithels, welches alle Eier umhüllt, ist im Vergleich mit dem visceralen Blatt, welches nur die zu einer ganz

schmalen Spalte reducierte Keimhöhle auskleidet, so groß, daß die Reste des letztern dagegen ganz verschwinden. Dieser Schnitt zeigt uns klar, daß das Keimepithel in seinem ganzen Umfang bestehen bleibt und daß, mit Ausnahme des zarten visceralen Blattes, kein Teil der Wandung zerreißt.

Sind nun die Eier entleert worden, so schrumpft die Gonadenwand so stark ein, daß die einzelnen Keimepithelbezirke an ihren Rändern zur Berührung kommen und offenbar miteinander verschmelzen, denn Unterbrechungen des Keimepithels lassen sich auf diesem Stadium nicht mehr nachweisen. Die Narbenränder nähern sich einander und verwachsen; das anfangs lockere Gefüge der centralen Region zeigt uns, wo früher die Öffnung gelegen war. Fig. 42 stellt uns ein Ovar, das die Laichungsperiode eben durchgemacht hat, dar; es ist im Juni in Neapel conserviert worden. Das Längsgefäß ist außerordentlich weit und ebenso auch die Follikellacunen. Wie wir sehen, sind nicht alle Eier entleert worden, das große Ei dürfte wohl schon soweit entwickelt gewesen sein, daß es die Polocyten hätte bilden können; es waren aber vielleicht die Faktoren, welche die Entleerung der Eier bewirken, nicht mehr tätig und so mußte das Ei zurückbleiben, um nun einem Zerfall anheimzufallen. Sein gezackter Rand deutet darauf hin, daß eine Resorption der Eisubstanzen begonnen hat; viel weiter ist dieselbe bei den andern etwas kleinern Eiern fortgeschritten, sie zeigen einen vacuolären Zerfall, der besonders bei den obersten deutlich hervortritt. Diese Eier sind nun bedeutend kleiner als die reifen; es handelt sich offenbar um ähnliche klein gebliebene Oocyten, wie sie Neidert u. Leiber (41) beschreiben. Nach den Angaben dieser beiden Autoren sind in reifen Ovarien außer den ausgebildeten Eiern noch kleinere Oocyten zu finden, die zwar in der histologischen Differenzierung mit ihren größern Schwesterzellen Schritt halten, jedoch, wahrscheinlich wegen mangelhafter Nahrungszufuhr in der Größe zurückbleiben. Der Atrialepithelüberzug der Narben ist in unserer Figur noch nicht continuierlich; ob die obere Narbe sich auch geöffnet hatte, ist immerhin fraglich, denn das Atrialepithel ist normalerweise schon so stark verdünnt, daß es leicht möglich ist, daß es infolge der Ausdehnung der Keimdrüse gerissen ist.

Fragen wir uns nun nach den Faktoren, welche die Ausstoßung der Eier bewirken, so wird es wohl nur in beschränktem Maße möglich sein, eine befriedigende Antwort zu geben.

Wir sahen, daß in der Perigonialhülle Muskelfasern vorhanden

sind, doch scheint es mir sehr unwahrscheinlich zu sein, daß diese bei der Entleerung der Eier wirksam wären. Denn eine Contraction der Perigonialhülle konnte an laichenden Ovarien in keinem Falle constatiert werden. Im Gegenteil fand ich die Perigonialhülle bei vielen laichenden Ovarien der lateralen Kammerwand so eng angeschmiegt, daß sie kaum von der letztern unterschieden werden konnte (vgl. Fig. 41). Nachträglich scheint sich, wie Fig. 42 zeigt, die Perigonialhülle wohl zu contrahieren, es könnte sich allerdings auch bloß um ein rein passives Einschrumpfen handeln.

Die Körpermuskulatur dürfte an der Entleerung der Eier jedenfalls beteiligt sein. Dies läßt sich auch experimentell nachweisen. Präpariert man nämlich eine Wand des Peribranchialraums mit den dazu gehörigen Gonaden, die im Reifestadium sein müssen, frei und legt sie in eine die Muskeln reizende Flüssigkeit, z. B. in ein Fixiermittel, so contrahieren sich die Muskeln so stark, daß die Körperwand nach außen concav wird; die Narben platzen dabei und die Geschlechtsprodukte treten aus. Wird jedoch das abpräparierte Stück festgeheftet, damit eine so ergiebige Contraction nicht erfolgen kann, so bleiben die Gonaden intakt. Es dürfte daher möglich sein, daß die Entleerung der Keimprodukte auch normalerweise durch eine kräftige Contraction der ganzen Körpermuskulatur der betreffenden Seite veranlaßt wird.

VIII. Die morphologische Bedeutung der Gonaden von Amphioxus.

Die Geschlechtsorgane verleihen den Acraniern ein sehr charakteristisches Gepräge; während ihre höhern Verwandten unsegmentierte Keimdrüsen haben, zeigen die Amphioxusgonaden eine metamere Anordnung.

Die Tatsache, daß sich bei reifen Lanzettfischen oft vor und hinter den funktionierenden Gonaden noch mehrere rudimentäre finden, läßt wohl den Schluß zu, daß sich die Keimdrüsen bei den Vorfahren des Amphioxus noch über eine größere Zahl von Segmenten ausdehnten, wie gegenwärtig. Wollen wir weitere Anknüpfungspunkte an niedere Tierformen suchen, so müssen wir von den entwickelten Keimdrüsen mit ihren Genitalkammern absehen, denn Gebilde, welche mit den letztern zu vergleichen wären, finden sich bei Wirbellosen nicht. Fassen wir hingegen die unreifen Gonadensäckchen, welche durch Stiele mit ihrem Mutterboden im Zusammen-

hang stehen, und noch jüngere Stadien ins Auge, so wird es nicht schwer sein, vergleichbare Bildungen bei den Wirbellosen zu finden. Wie wir oben sahen, besteht höchst wahrscheinlich ursprünglich eine Communication der Keimhöhle mit der Höhle des Muttersomiten; falls auch eine derartige Communication nicht immer vorhanden sein sollte, so können die Befunde, bei denen es sich um eine solche Verbindung der Höhlen handelt, und die frühern Stadien nur so gedeutet werden, daß ursprünglich eine gemeinsame Keim- und Somitenhöhle bestanden hat. Die meiste Ähnlichkeit mit diesem Verhalten zeigen die Polychäten; die Keimzellen treten in einer größern Anzahl von Körpersegmenten auf und zwar gehen sie aus dem Epithel der Leibeshöhle hervor. Formen, bei denen die Keimzellen der Hinterwand der Dissepimente ansitzen, zeigen manches Übereinstimmende mit den erwähnten Stadien des Amphioxus; die Keimzellen brauchen sich nur in das nächstvordere Segment etwas vorzubuchten und wir haben ein Säckchen, das eine große Ähnlichkeit hat mit den Gonadenanlagen von Amphioxus. Die Entleerung der Geschlechtsprodukte bei Amphioxus durch einen Riß der Peribranchialwand ist, obschon sie vollkommen gesetzmäßig verläuft, doch mehr ein Gewaltakt, denn es handelt sich um eine Zerreißung der Körperwand, um die Entstehung einer Wunde, was der relativ hohen Organisationsstufe des Amphioxus wenig zu entsprechen scheint. Das Zustandekommen dieses Prozesses in der phylogenetischen Entwicklung könnte mit der Ausbildung des Peribranchialraumes und mit der Trennung der Muskeltaschen von den Seitenplatten in Verbindung gebracht werden. Es wäre daher nicht undenkbar, daß die Entleerung früher durch die Nierenkanälchen erfolgte.

Die Ausbildung der Geschlechtsprodukte von Amphioxus scheint mir also einige Anhaltspunkte zu bieten für die Annahme, daß die Vorfahren des Amphioxus mit denen der Anneliden zusammenhängen; diese Annahme findet auch in der sonstigen Organisation des Amphioxus einige Bestätigung.

Legros (32) versuchte die reifen Gonaden von Amphioxus mit denen der Ascidien in Verbindung zu bringen. Obschon ich überzeugt bin, daß die Tunicaten und Acranier sehr nahe verwandte Gruppen darstellen, scheint mir eine derartige Homologisierung doch nicht durchführbar zu sein; die Entwicklung der Geschlechtsorgane in beiden Klassen, einerseits aus einem Strang mesenchymatischer Zellen, andrerseits aus dem Epithel der Muskelkammern erscheint vorläufig so verschieden, daß sie gar keinen Vergleich zuläßt und

dasselbe ist mit den reifen Gonaden der Fall. Die Schemata, welche Legros von den beiderlei Geschlechtsorganen gibt, sind zu schematisch, als daß man darauf eine vergleichend-anatomische Hypothese gründen könnte, denn auf diese Art ließe sich auch ein Vergleich zwischen den Geschlechtsorganen des Amphioxus und den Gonaden irgend eines beliebigen Tieres, etwa eines Mollusken, durchführen.

Auf viel sichererm Boden bewegen wir uns, wenn wir die Gonaden des Amphioxus mit dem Urogenitalsystem der Cranioten vergleichen. Boveri (6, 7, 8) hat die hierbei auftretenden Fragen sehr ausführlich und gründlich erörtert; wenn ich hier trotzdem diese Verhältnisse einer Besprechung unterziehe, so tue ich es, da ich glaube, durch die an entwickelten Gonaden gemachten Befunde einiges beitragen zu können zur Festigung der Homologisierung der Geschlechtsorgane des Amphioxus mit der Urniere der Cranioten.

Boveri faßte bei seinen Untersuchungen die embryonalen Entwicklungsstadien der Selachier ins Auge und verglich sie mit den Verhältnissen bei Amphioxus. Der leitende Gesichtspunkt hierbei war ihm das scheinbare Fehlen eines der Urniere der Cranioten gleichzustellenden Mesodermabschnittes bei Amphioxus. Rückert (49) hatte durch seine schönen Untersuchungen über die Entwicklung der Niere der Selachier gezeigt, daß die Gonaden- und die Urnierenanlage in den engsten Beziehungen zueinander stehen; die Urgeschlechtszellen treten in großer Menge in den segmentierten Teilen des Mesoderms auf, in der nächsten Nachbarschaft der Urniere, so daß Rückert die ganze Bildung als Gononephrotom bezeichnet. Zu einer ähnlichen Auffassung kam Van Wijhe (61), er spricht von Gonotomen. Vergleicht man dieses Gonotom mit der Amphioxusgonade, so ist man wohl berechtigt, diese Lagerung der Urgeschlechtszellen bei Selachiern als eine Recapitulation des Amphioxuszustandes aufzufassen; später findet dann bei Selachiern eine Verschiebung der Urkeimzellen in die unsegmentierte Leibeshöhle statt. Rabl (46) fand die Angaben Rückert's und Van Wijhe's inbezug auf die Lagerung der Keimzellen in gewissem Sinne bestätigt. Neuere Untersuchungen von Beard (5) und Woods (70) haben allerdings gezeigt, daß die Urkeimzellen nicht aus dem Mesoderm ihren Ursprung nehmen, sondern schon von Anfang an als selbständige Bildungen auftreten; durch Wanderung kommen sie in verschiedene Teile des Mesoderms zu liegen, doch treten sie, wie vor allem Woods hervorhebt, in größerer Menge in dem segmentierten Meso-

derm auf, was also den Angaben der frühern Autoren vollkommen entspricht.

Kehren wir nun zu den Ausführungen Boveri's inbezug auf das Gononephrotom zurück. Er zeigte, daß die Lage der Gononephrotome der Selachier der Lage der Genitalkammern von Amphioxus entspricht; sie repräsentieren den untersten segmentalen Mesoblastabschnitt. Es folgt daraus, daß die Genitalkammern von Amphioxus potentia dieselben Elemente enthalten wie die Gononephrotome der Selachier. Da die Lage der Urkeimzellen bei Cranioten später eine andere wird, behält von den beiden Elementen des Gononephrotoms nur die Urniere die ursprüngliche Lagerung. Diese ist daher den Genitalkammern von Amphioxus homolog. Die Urniere ist nach der Ansicht Boveri's also aus den Genitalkammern amphioxusähnlicher Craniotenvorfahren hervorgegangen und zwar, indem die zeitweise stattfindende Eröffnung derselben in den Peribranchialraum persistierte und sich zu dem Endabschnitt des Urnierenkanälchens ausbildete, die Keimzellen selbst dagegen sich in die unsegmentierte Leibeshöhle verschoben. Den Peribranchialraum homologisiert Boveri mit dem Vornierengang der Cranioten. Der leitende Gesichtspunkt hierbei ist ihm das Vorhandensein der bekanntlich von ihm (und bald darauf auch von Weiss (66)) entdeckten Nierenkanälchen, welche Boveri mit den Vornierenkanälchen homologisiert.

Gegen diese Auffassung des Nierensystems der Wirbeltiere sind viele Einwände erhoben worden, sie gründen sich hauptsächlich auf Verhältnisse bei höhern Cranioten. Trotz diesen Einwänden, auf die ich weiter unten eingehen will, glaube ich doch an der besprochenen Auffassung festhalten zu können, und zwar auf Grund der an reifen Gonaden von Amphioxus gemachten Befunde.

Wie wir im speziellen Teil sahen, treten in der Keimdrüse von Amphioxus richtige Excrete auf. Ich will hier die Äußerung Boveri's inbezug auf die von ihm postulierte Umbildung der Genitalkammer in ein Harnkanälchen wörtlich anführen. „Sollte es nicht ganz wahrscheinlich sein,“ meint Boveri (7), „daß diese aus den Genitalkammern entstandenen Kanäle der Excretion dienstbar gemacht werden? Die Bedingungen dafür sind vorhanden. Die Kanälchen münden in einen bereits als Harnleiter fungierenden Gang, den Vornierengang (d. i. Peribranchialraum) und es ziehen Blutgefäße an ihnen vorbei, die, nachdem sie früher die Geschlechtszellen zu ernähren hatten, sogar als sehr wohl entwickelt vorausgesetzt werden dürfen. So läßt sich wohl nichts gegen die Annahme

einwenden, daß diese Gefäße, anstatt wie früher Ernährungsflüssigkeit an die Kanälchen abzugeben, Zersetzungsprodukte in dieselben ausscheiden.“ Dies ist nun nicht nur wahrscheinlich, dies ist tatsächlich der Fall, die Gonaden enthalten Excrete, die allerdings zugleich mit der Nährflüssigkeit abgegeben werden. Inbezug auf einen Punkt glaube ich die Theorie BOVERI's auf Grund dieses Befundes erweitern zu dürfen. BOVERI spricht nämlich nicht von Gonaden selbst, sondern nur von Genitalkammern, indem er offenbar von der Tatsache ausgeht, daß sich in den meisten Fällen die Urkeimzellen schon auf sehr frühen Entwicklungsstadien von den Generationen der Somazellen trennen; dies ist bei Amphioxus nicht der Fall, indem eben Zellen, die von den Urkeimzellen gar nicht zu unterscheiden sind, doch zu Somazellen, zu excretorischen Zellen werden. Wenn wir diese Tatsache berücksichtigen, so dürfen wir die Homologisierung mit der Craniotenurniere wohl auf den ganzen Gonadenkomplex von Amphioxus (also Genitalkammer + Keimdrüse) ausdehnen. Die Entstehung der Urniere hätten wir uns daher so vorzustellen, daß eine stärkere Excretion seitens der Gonaden, wahrscheinlich einhergehend mit einer Rückbildung der Vornierenkanälchen, eine Trennung der Keimzellen von dem excretorischen Teil der Gonade notwendig machte. Von einer hypothetischen Reconstruktion der weitern Differenzierungsvorgänge, für welche uns die Befunde bei Amphioxus keine Anhaltspunkte liefern, will ich hier absehen.

Die Tatsache, daß die Gonaden des Amphioxus, die ja aus einem Abschnitt des Mesoderms hervorgehen, der bei den Selachiern die Urniere liefert, Excrete producieren, scheint mir, abgesehen von andern übereinstimmenden Merkmalen, an sich schon ein ungemein kräftiges Argument zu sein für die Annahme einer Homologie der Amphioxusgonade mit der Selachierurniere. Die excretorische Funktion der Amphioxusgonade zeigt uns, daß sich die Übereinstimmung der beiden Organe bis auf die feinsten histologischen Verhältnisse erstreckt, denn die Excretion ist ja nichts anderes als ein Ausdruck des feinern Baues der betreffenden Zellen.

Einen andern Beweis für die Homologie der Amphioxusgonade mit der Craniotenurniere erblicke ich in der Gefäßversorgung des erstern Organs. Die Gonaden von Amphioxus beziehen ihr Blut aus den Cardinalvenen. Daß es sich um Cardinalvenen handelt, hat LEGROS (33) durch Bezugnahme auf ihre Lage zu dem Gesamtgefäßsystem und auf die aus ihnen entspringenden Gefäßäste (die von

Burchardt [10] entdeckten Ductus Cuvieri[1])) nachgewiesen. Die ganze Ausbildung der Cardinalvenen von Amphioxus zeigt, daß sie im innigsten Zusammenhange mit den Gonaden stehen; wie wir sahen, ist ihr Auftreten in der embryonalen Entwicklung durch das Auftreten der Gonade bedingt; sie sind die eigentlichen Gefäße der Gonaden und richten sich in ihrer Weite nach der Entfaltung der Gonaden. Das gleiche Verhalten der Cardinalvenen, und zwar ist es hier die hintere Cardinalvene, inbezug auf ein bestimmtes Organ sehen wir auch bei Selachiern. Nach der Aussage der meisten Forscher, die sich mit der Entwicklung der Selachier beschäftigten, treten die hintern Cardinalvenen bei Embryonen erst auf, wenn sich dieses Organ zu entfalten beginnt und bleiben von nun an im innigsten Zusammenhang mit demselben. Dieses Organ ist die Urniere.

Bei andern Wirbeltierklassen liegen die Verhältnisse allerdings etwas anders, doch zeigt auch hier die Cardinalis posterior einen sehr engen Anschluß an die Urniere, außerdem sind die Verhältnisse bei Selachiern als die primitivern aufzufassen, denn von ihnen lassen sich alle Complikationen, die wir bei höhern Cranioten antreffen, sehr einfach ableiten, nur die einfachen Verhältnisse bei Selachiern ermöglichen uns eine einheitliche Auffassung des Gefäßsystems der Cranioten. Es stimmen ja übrigens alle Autoren in dieser Auffassung des Selachiergefäßsystems überein. Hochstetter z. B. stellt daher auch in seiner Bearbeitung der Entwicklungsgeschichte des Gefäßsystems in Hertwig's Handbuch die Selachier allen übrigen Vertebraten an die Spitze.[2])

---

1) Wie ich einer Fußnote bei Van Wijhe (64), die ich früher übersehen, entnehme, gibt dieser Forscher an, daß auch ihm dieses Gefäß schon bekannt war. Auch er homologisiert es mit dem Ductus Cuvieri der Cranioten.

2) Da hier von diesem Werke Hochstetter's die Rede ist, sei es mir gestattet, einiges inbezug auf eine Fußnote in meiner Arbeit „Über segmentale Venen etc.“ (71) nachzutragen. In der Fußnote 1 p. 627 machte ich darauf aufmerksam, daß das Hochstetter'sche Schema der embryonalen Venenstämme von *Petromyzon* nicht ganz übereinstimmt mit der diesbezüglichen Figur (138) bei Goette, obschon es heißt „nach Goette“. Herr Prof. Hochstetter hatte nun die Güte, mir mitzuteilen, daß er bei der Schematisierung die Verlaufsrichtung der V. cardinalis der Deutlichkeit halber etwas anders gezeichnet hat als Goette und zwar unter Berücksichtigung der Angaben Goette's im Text (deren Richtigkeit ich allerdings zum Teil anzweifle). Eine Verwechslung der

Wir sahen also, daß inbezug auf das Venensystem die Gonaden von Amphioxus genau das gleiche Verhalten aufweisen wie die Urniere der Cranioten, vor allem der Selachier.

Es kommen hier allerdings zunächst die Gonaden in Betracht, welche im Bereiche der hintern Cardinalvene, also caudalwärts vom Ductus Cuvieri gelegen sind, denn die Urniere der Selachier liegt im Bereich der hintern Cardinalvene, während bloß ein Drittel der Gonadenreihe des Amphioxus von der Cardinalis posterior versorgt wird. Müssen wir da wohl annehmen, daß sich die Homologie mit der Selachierurniere bloß auf diese hintern Gonaden erstreckt, daß sich also die vordern zwei Drittel der Gonadenreihe im Laufe der phylogenetischen Entwicklung rückgebildet haben? Diese Frage steht im engsten Zusammenhange mit dem schon oft discutierten Problem des Amphioxuskopfes; wir müssen daher zunächst auf diesen Punkt eingehen. In der berühmten Schrift über das Kopfskelett der Selachier vertrat Gegenbaur (15) die Ansicht, daß der ganze vom Kiemendarm eingenommene Körperabschnitt des Amphioxus dem Kopfe der Cranioten entspricht. Van Wijhe (62) hingegen wies mit Rücksicht auf die Entwicklung des Kiemenkorbes darauf hin, daß derjenige Teil desselben, der durch die Bildung der tertiären Kiemenspalten zustande kommt, offenbar dem Kopfe nicht angehören kann und statuierte die Zahl 9 für die Anzahl der dem Kopf der Cranioten entsprechenden Segmente des Amphioxus. Boveri (7) konnte sich dieser Auffassung nicht ganz anschließen, faßt aber auch einen Teil des Kiemenkorbes als dem Rumpf angehörig auf und zwar dies vor allem mit Rücksicht auf die Nierenkanälchen. Zu dieser Auffassung der Kiemenregion des Amphioxus, als eines der Kiemenregion und dem Vorderrumpf der Cranioten entsprechenden Gebildes, welcher sich meines Wissens die meisten Forscher angeschlossen (auch Gegenbaur (16) acceptierte sie später in gewissem Sinne) scheint die Tatsache, daß der Ductus Cuvieri des Amphioxus hinter dem Kiemenkorb gelegen ist, im Widerspruch zu stehen. Bei Cranioten mündet bekanntlich der Ductus Cuvieri dicht hinter der Kiemenregion in das ventrale Gefäß, welches hier zum Herzen differenziert ist. Ich glaube jedoch zeigen zu können, daß dieser Widerspruch nur ein scheinbarer ist. Wie Van Wijhe (64) angibt, verschiebt

---

Cardinalvene mit der Darmlebervene seitens Hochstetter's, von der ich in der betreffenden Anmerkung spreche, ist daher als ausgeschlossen zu betrachten.

sich das Herz von Amphioxus [so bezeichnet er meinen (Lit. 71) Sinus venosus] mit dem Auftreten der tertiären Kiemenspalten nach hinten, so daß es immer dicht hinter dem Kiemenkorb gelegen ist; die Verlagerung[1]), die der Sinus venosus erfährt, ist also ziemlich beträchtlich, sie entspricht der Länge des Bezirkes mit tertiären Kiemenspalten. Nach den Ausführungen VAN WIJHE's wird der Sinus venosus des erwachsenen Amphioxus von weiter caudalwärts liegenden Spinalnerven versorgt als das Herz der Cranioten und zwar eignet er sich bei der Verschiebung nach rückwärts immer weiter nach hinten liegende Nervenäste an. Bei der Rückbildung der hintern Kiemenspalten der amphioxusähnlichen Craniotenahnen wird es sich daher offenbar wieder um denselben Vorgang, allerdings in umgekehrter Reihenfolge, gehandelt haben, denn für eine Homologie des Sinus von Amphioxus mit dem Herzen der Cranioten spricht sowohl die Lage wie auch das Verhalten zu dem übrigen Gefäßsystem. Bei dieser Verschiebung des Herzens nach vorn mußte sich auch der Ductus Cuvieri nach vorn verschieben, denn wir finden ihn überall in derselben Querebene wie den Sinus venosus. Es kamen daher bei dieser Verschiebung immer weitere Körperbezirke, welche anfangs im Bereich der Cardinalis anterior lagen, in das Gebiet der Cardinalis posterior zu liegen, mit andern Worten, die hintere Cardinalvene hat sich auf Kosten der vordern nach vorn verlängert. So kam nun auch der größte Teil der Gonaden in den Bereich der hintern Cardinalvene zu liegen, die Homologisierung mit der Urniere hat mithin auch für die vor dem Ductus Cuvieri gelegenen Gonaden des Amphioxus Geltung. Bloß die vordersten Gonaden dürften sich rückgebildet haben.

Die Ähnlichkeit der Amphioxusgonade mit der Urniere beschränkt sich aber in dieser Beziehung nicht bloß auf das Verhältnis zu den Körpergefäßstämmen, sondern sie geht noch weiter. Auch die feinern Verzweigungen der Gefäße an der Gonade entsprechen denen der Urniere. Ich gebe hier ein Schema von dem Venensystem des Amphioxus (Fig. R). Seitlich sehen wir den Cardinalvenen segmental angeordnete Gefäß-

---

1) Es wäre interessant, das Verhalten des Ductus Cuvieri bei dieser Verschiebung des Sinus venosus zu verfolgen; ich halte es für sehr wahrscheinlich, daß auf diesen primitiven Stadien noch vordere Quervenen vorhanden sind, welche bei der Verschiebung des Sinus venosus eine nach der andern die Rolle eines Ductus Cuvieri spielen und dann degenerieren; es mag aber auch sein, daß da noch alle Quervenen gleichmäßig ausgebildet sind.

netze ansitzen, es sind dies die Gonadenlacunen. Jedem, der mit den Verhältnissen des Venensystems bei Selachiern vertraut ist, wird gewiß sofort die große Ähnlichkeit mit der Cardinalis posterior der erwachsenen Selachier auffallen. Der einzige Unterschied ist der, daß bei Amphioxus diese Gonadenwundernetze unipolar sind, bei Selachiern aber bipolar. Doch dieser Gegensatz ist kein prinzipieller, denn man kann den bipolaren Zustand aus dem unipolaren leicht durch eine Spaltung der Cardinalis posterior von Amphioxus in zwei parallele Stämme, von denen der eine eine Verlängerung der Caudalvene darstellt, der andere aber die eigentliche Cardinalvene ist, ableiten. Dies würde auch ungefähr den von BALFOUR (1) und von RABL (45) geschilderten Prozessen der Entwicklung des Selachiervenensystems entsprechen. Ich verweise in dieser Beziehung auf die bekannten RABL'schen und HOCHSTETTER'schen (24, 25) Schemata, die ja in alle Lehrbücher aufgenommen wurden. Das Amphioxusvenensystem würde einem Stadium der Selachierentwicklung entsprechen, wo die Cardinalis posterior continuierlich in die Caudalvene übergeht (vgl. auch Fig. 1, Lit. 71). Wäre auf diesem Stadium

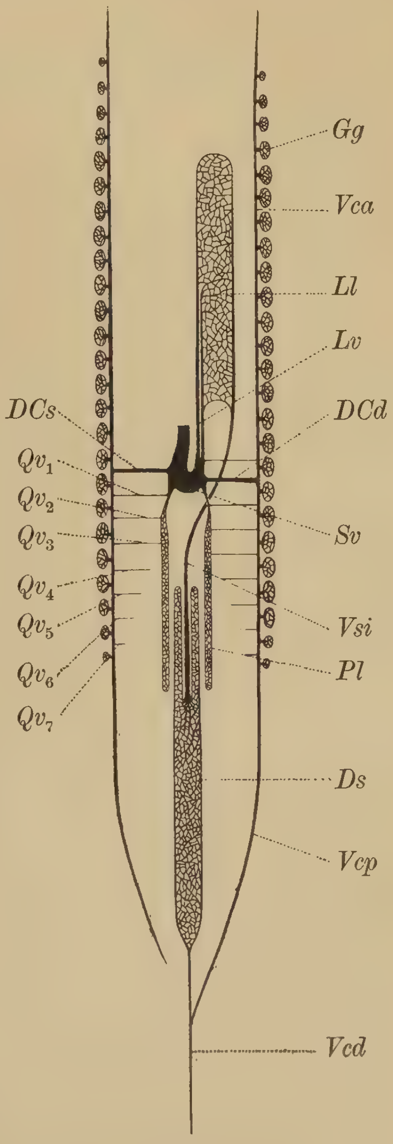


Fig. R.

Fig. R.

Schema des venösen Kreislaufes von Amphioxus.

DCd Ductus Cuvieri dexter, *DCs* Ductus Cuvieri sinister, *Gg* Genitalgefäße, *Ll* Leberlacunen, *Lv* Lebervene, *Pl* Parietallacune, Qv_1—Qv_7 Quervenen, *Vca* Vena cardinalis anterior, *Vcd* Vena caudalis, *Vcp* Vena cardinalis posterior.

schon eine entwickelte Urniere vorhanden, so wären wahrscheinlich ihre Wundernetze auch unipolar. Diese Erwägungen berechtigen uns wohl dazu, das Nierenpfortadersystem der Selachier mit dem Genitalpfortadersystem von Amphioxus (vgl. Kap. IV) zu homologisieren.

Betrachten wir alle die besprochenen Ähnlichkeiten zwischen der Amphioxusgonade und der Craniotenurniere, so wird gewiß jeder Unbefangene die behauptete Homologie als sehr wohl begründet anerkennen müssen.

Um an diese Homologie noch weitere Vergleiche anknüpfen zu können, halte ich es für angezeigt, die Einwände, welche gegen die angeführten Auffassungen von der Vorniere und von den Gonaden des Amphioxus erhoben wurden, zu besprechen. Ich will hier nur die Punkte hervorheben, die speziell für Amphioxus in Betracht kommen. Über das Verhältnis der Vorniere zu der Urniere gibt es bekanntlich zwei Auffassungen. Nach der ältern Ansicht (Gegenbaur, W. Müller und Fürbringer), die auch gegenwärtig von der Mehrzahl der Forscher vertreten wird, sind die Vorniere und die Urniere nicht homodyname Teile desselben Organsystems, sondern sie sind aus verschiedenen Anlagen hervorgegangen, oder wie andere annehmen, die Urniere ist eine „vervollkommnete Generation“ der Vorniere. Nach der andern Auffassung, die von Sedgwick (54) begründet wurde, sind die Vorniere und Urniere (und auch die Nachniere) bloß verschiedene Abschnitte desselben Organsystems. Diese Ansicht fand anfangs wenig Anklang, später sind jedoch einige Forscher, so Field (14), Price (43) und vor allem Brauer (9) für dieselbe eingetreten. Mit den oben besprochenen Theorien über die Homologa der Cranioten-Excretionsorgane bei Amphioxus verträgt sich begreiflicherweise nur die erstere Ansicht, während die Vertreter der letztern Auffassung zum mindesten die Homologie der Amphioxusgonaden mit der Urniere nicht anerkennen können. Die Ansicht, daß die Nierenkanälchen von Amphioxus der Vorniere der Cranioten homolog sind, verträgt sich jedoch ganz gut mit beiden Auffassungen der Cranioten-Excretionsorgane. Es hat daher auch die Mehrzahl der Forscher diese Theorie Boveri's mehr oder weniger acceptiert. Price und Brauer setzen selbstredend konsequenterweise die Nierenkanälchen von Amphioxus ihrem Holonephros, auf welchen ich noch später zu sprechen komme, homolog. Gegen die Auffassung der Nierenkanälchen von Amphioxus als einer Vorniere oder überhaupt als eines den Excretionsorganen der Cranioten

irgendwie homologen Organs hat sich Van Wijhe (9) ausgesprochen. Van Wijhe glaubt nämlich in der Thymus der Cranioten ein Homologon der „epibranchialen“ Kanälchen von Amphioxus zu erkennen, und zwar scheint ihm die Branchiomerie der letztern und überhaupt ihr enger Anschluß an die Kiemenbogen im Widerspruch zu stehen mit einer Vergleichung mit der Vorniere; auch das Vorkommen der Nierenkanälchen in der Kopfregion scheint ihm dagegen zu sprechen, „da der Pronephros sämtlicher Cranioten auf den Rumpf beschränkt ist“. Was zunächst die Deutung der Nierenkanälchen als Homologa der Thymus anlangt, so liegt ihre Willkürlichkeit auf der Hand. Es läßt sich wohl keine embryologische Tatsache anführen, die für diese Hypothese sprechen würde, im Gegenteil machen die Untersuchungen von Dohrn (12), de Meuron (37), Van Bemmelen (59), Maurer (35, 36) und Beard (4) eine solche Annahme sehr unwahrscheinlich. Die Thymus entsteht bei niedern Wirbeltieren aus dorsalen Epithelknospen [Thymusplacode (Beard)] einer oder mehrerer Kiemenspalten, bei Vögeln aus einem langen Strang, der dem Gipfel der dritten Kiemenspalte entstammt und einer schwachen Wucherung des Gipfels der vierten Spalte, bei Säugetieren sind die Thymusanlagen ein ventraler Schlauch der dritten Kiemenspalte und auch ein doppeltes Divertikel derselben. Ihre Anlage ist also auf das Entoderm zurückzuführen. (Nach His (23) soll der Sinus praecervicalis die epitheliale Anlage beim Menschen abgeben, diese wäre also ektodermal, doch hat dies hier nichts zu bedeuten, denn die Thymus der Säuger ist ja ein ganz anderes Organ als die Thymus der andern Cranioten.) Die Entwicklung der Nierenkanälchen ist zwar noch nicht bekannt, doch zweifelsohne haben sie mit dem Entoderm nichts zu tun. Was nun die Branchiomerie der Nierenkanälchen anbetrifft, so wird da etwas behauptet, was bei der Beurteilung einer solchen Homologie gar nicht in Betracht kommt, denn sobald sich die Kiemenspalten rückbilden, kann es keine Branchiomerie mehr geben. Daß sich die Nierenkanälchen nun segmental anordnen, ist nichts Unmögliches; wir sehen ja dasselbe auch bei andern Organen. So zeigen z. B. die Sinnesorgane der Seitenlinie der höhern Fische und Amphibien eine streng segmentale Anordnung, während sie bei Cyclostomen [Langerhans (30)] noch ganz unregelmäßig über den Körper zerstreut sind. Ihre Metamerie bei den erstern Gruppen ist also eine sekundäre, übrigens ist auch die Embryonalanlage der Seitenlinie bei diesen Formen anfangs gar nicht metamer. Was speziell die

Excretionsorgane anlangt, so bietet uns eine von Lang (29) beschriebene Seeplanarie, *Gunda segmentata*, interessante Verhältnisse; hier folgen nämlich die Excretionsorgane der Körpersegmentierung, die Excretionscapillaren sind zwar regellos zerstreut, hingegen sind gewisse Knäuel, welche von den Sammelgefäßen gebildet werden, streng segmental angeordnet und ebenso die Mündungen der Excretkanäle nach außen. Wie aus dem ganzen Bau dieses Tieres hervorgeht, ist die Segmentierung der Excretionsorgane nur eine Anpassung an die Segmentierung der übrigen Organe (Darm, Geschlechtsorgane), also sekundär.

Daß zwischen der Segmentierung und Nichtsegmentierung kein so großer Gegensatz besteht, wie vielfach angenommen wird, zeigen uns übrigens auch die Geschlechtsorgane von Amphioxus, die ja segmental sind, während die der Cranioten einfach sind; man muß doch, mag man das Verhältnis der beiderlei Geschlechtsorgane auffassen wie man will, einen Übergang des einen Zustandes in den andern annehmen.

Der zweite Einwand, daß die epibranchialen Kanälchen auf die Kopfregion beschränkt sind, wird schon dadurch hinfällig, daß, wie wir seit den Untersuchungen Price's (43) wissen, bei Myxinoiden Vornierenkanälchen auch in der Kiemenregion zur Anlage kommen; dasselbe gibt Hatta (21, 22) für die Petromyzonten an.

Der Homologisierung der Nierenkanälchen von Amphioxus mit der Vorniere der Cranioten dürften also wohl keine stichhaltigen Bedenken entgegenstehen.

Die Homologisierung der Genitalkammern mit der Urniere ist hingegen von den verschiedensten Seiten angegriffen worden. Die große Übereinstimmung der Vorniere und Urniere bei höhern Wirbeltieren schien den meisten Autoren dagegen zu sprechen. Es haben daher auch Forscher, die eine Verschiedenheit der Anlagen beider Systeme anerkennen, die erwähnte Theorie abgelehnt; vor allem wäre hier Semon (55) zu erwähnen, der in der Urniere bloß eine „zweite Generation“ der Vorniere erblickt. Da bereits Boveri gezeigt hat, daß man sich unter dieser Phrase keinen phylogenetischen Vorgang vorstellen kann, brauche ich auf diesen Einwand wohl nicht einzugehen. Semon (56) findet in dem Price'schen Befund einen Beweis für seine Auffassung des Nierensystems. Price (42, 43) untersuchte junge Entwicklungsstadien von *Bdellostoma* und fand bei jüngern Stadien (A und B) ein aus metameren Kanälchen bestehendes Nierensystem, das sich durch den ganzen Körper erstreckt.

Auf einem ältern Stadium (C) ist in dem vordern Körperabschnitt eine Vorniere ausgebildet, in dem hintern hingegen eine Urniere. Ganz richtig vergleicht PRICE jenes primäre Nierensystem mit den Nierenkanälchen von Amphioxus. Die Tatsache, daß auf dem Stadium C zwei differente Nierensysteme entwickelt sind, läßt ihn annehmen, daß die Urniere aus dem hintern Abschnitt des primitiven Nierensystems hervorgegangen ist, die Vorniere aus dem vordern, er faßt daher beide Systeme unter dem Begriff eines Holonephros zusammen. Der PRICE'sche Befund beweist uns in Wirklichkeit, was FELIX (13) schon sehr klar diskutiert hat, in dieser Hinsicht gar nichts, denn, da das Stadium C schon sehr viel älter ist als B, kann es ebensogut möglich sein, daß sich auf den Zwischenstadien das primäre Nierensystem in dem hintern Rumpfabschnitt ganz rückbildet und durch ein neues, aus einem andern Teil des Mesoderms hervorgegangenes Nierensystem, die Urniere, ersetzt wird. Bis also nicht neue Untersuchungen vorliegen, kann man sich in dieser Hinsicht auf die PRICE'schen Befunde in keiner Weise berufen. Im Gegenteil glaube ich, daß durch die Untersuchungen MAAS' (34) an *Myxine* die letztere Deutung der PRICE'schen Befunde, daß sich das primäre Nierensystem im hintern Rumpfabschnitt rückbildet und durch ein neues ersetzt wird, sehr wahrscheinlich geworden ist. Wie MAAS zeigte, erinnert die Vorniere von *Myxine* mit ihren Kanälchen lebhaft an die entsprechenden Bildungen bei Amphioxus, während die Urniere ganz andere Verhältnisse aufweist. Mit Recht sagt MAAS von den Myxinoiden: „Sie vermitteln auch in ihrem Excretionssystem zwischen Amphioxus und den niedersten eigentlichen Fischen.“ Es ist meiner Meinung nach wohl kaum denkbar, daß zwei Abschnitte eines einheitlichen Systemes trotz gleicher Funktion so different werden sollten wie die Vor- und Urniere von *Myxine*.

Einen ähnlichen Standpunkt wie PRICE vertritt auch BRAUER (9). Auf Grund seiner Untersuchungen über die Entwicklung des Urogenitalsystems von *Hypogeophis* kommt er zu dem Schluß, daß die Vorniere und Urniere der Cranioten verschiedene Abschnitte eines Holonephros sind, und zwar ist der vordere Abschnitt desselben das larvale Excretionsorgan (Vorniere), der hintere Abschnitt hingegen das Excretionsorgan des erwachsenen Tieres (Urniere) und ist daher höher ausgebildet worden. Mit dieser Auffassung des Nierensystems stehen vor allem die Beobachtungen über das Vorkommen von Vornieren- und Urnierenanlagen in demselben Segment im Widerspruch. Es kommen hier besonders die übereinstimmenden Angaben RÜCKERT's

(49), Van Wijhe's (61) und Rabl's (46) für das Nierensystem der Selachier in Betracht. Brauer sucht diesen Angaben dadurch zu begegnen, daß er die Urnierenanlagen der in Frage kommenden Segmente nicht als solche anerkennt, sondern er hält sie für Teile der Vornierennephrotome. Er knüpft an Rabl's fig. 3 c, tab. 15 an, welche einen Schnitt durch die Anlage des zweiten Urnierenkanälchens darstellt, und meint, dies sei kein Urnierenkanälchen, weil die Wände dieser Bildung nicht in allen ihren Teilen das gleiche Epithel aufweisen, während die Anlage eines Nierenkanälchens stets in allen Wänden ein Cylinderepithel hat. Der Schnitt fig. 3 c trifft das Kanälchen an seiner Peripherie und läßt schon deshalb keine Aussage über die Ausbildung des Kanälchenepithels zu; er zeigt uns nur, daß das Kanälchen nach oben zu gegen das Sklerotom nicht scharf abgegrenzt ist. Die weiter vorn liegenden Schnitte durch dasselbe Kanälchen (fig. 3 a und b) zeigen uns das schönste Cylinderepithel. Rabl bemerkt nun ausdrücklich: „Ganz ähnliche Bilder wie vom zweiten Urnierenkanälchen erhält man von den nächstfolgenden. Weiter nach hinten ändern sich allmählich[1]) die Bilder, und wenn auch die Entwicklung der Urnierenkanälchen im ganzen Rumpf in der gleichen[1]) Weise erfolgt. . . ."; fig. 4, tab. 15, welche das 20. Urnierenkanälchen darstellt, zeigt uns, daß es sich hier um die dieselben Wandungsverhältnisse handelt wie bei dem zweiten Urnierenkanälchen. Die Einwände Brauer's, daß die Form der in fig. 3 dargestellten Urwirbelcommunikation der eines Urnierenkanälchens nicht entspricht, werden vollkommen entkräftet durch die angeführten Worte Rabl's, daß sich die Bilder von vorn nach hinten allmählich ändern, daß es sich also um allmähliche Übergänge handelt, woraus es sich ergibt, daß die Urwirbelcommunikationen der vordern Segmente demselben System angehören wie die andern Urnierenanlagen. Es genügt übrigens bloß ein Blick auf die Abbildungen der klaren Rabl'schen Modelle, um einzusehen, daß die Anlagen der Vorniere und Urniere inbezug auf den Ort ihrer Entstehung von Anfang an verschieden sind: Die Vorniere geht aus einem den Seitenplatten näher liegenden Abschnitt des Mesoderms hervor als die Urniere, was wohl auch sehr für eine Verschiedenheit beider Systeme sprechen dürfte.

Ebenso überzeugend wie die Rabl'schen Bilder sprechen auch

---

1) Im Original nicht gesperrt gedruckt.

die ältern Angaben Rückert's und Van Wijhe's für das Auftreten der Urniere und Vorniere in den gleichen Segmenten. Man vergleiche nur Rückert's (49) fig. 19, tab. 15 und Van Wijhe's (61) fig. 6 a—g, tab. 30.

Ich gebe gern zu, daß die Vorniere und Urniere der Gymnophionen in ihrem Bau sehr übereinstimmen, so daß bei alleiniger Berücksichtigung dieser Tiergruppe die Annahme, es handle sich um zwei Abschnitte eines einheitlichen Nierensystems, wohl sehr nahe liegen mag. Die Befunde bei Selachiern, die zweifelsohne eine sehr primitive Gruppe darstellen, sprechen jedoch, wie wir sahen, mit großer Entschiedenheit gegen eine derartige Homodynamie. Übrigens zeigen auch die Vorniere und Urniere der Gymnophionen in ihrer ersten Anlage einen Unterschied, der mir sehr beachtenswert zu sein scheint. Die Vornierenkanälchen entstehen nämlich aus der lateralen Wand des Nephrotoms, die Urnierenkanälchen aber aus einer mehr dorsal gelegenen Partie des letztern. Brauer ist zwar bemüht, zu zeigen, daß dies bloß ein scheinbarer Unterschied sei, doch wird dies durch seine fig. 76, tab. 5, welche die erste Anlage eines Urnierenkanälchens darstellt, wenig bestätigt: es handelt sich um eine ganz deutlich dorsalwärts gerichtete Ausstülpung der obern lateralen Kante des Nephrotoms. Brauer meint, diese Bildung käme „infolge der engen Lagerung des Nephrotoms am Vornierengang“ zustande; ob nicht vielleicht das Umgekehrte der Fall sein könnte, daß nämlich der Vornierengang eben infolge des dorsalen Auswachsens des Nephrotoms diesem so eng angelagert ist? Ich sehe wenigstens nicht ein, warum nicht das Nephrotom einfach lateralwärts eine Knospe treiben könnte, um mit dem Gange zu verschmelzen. Der Umweg, den das Kanälchen macht, um zu dem Gange zu gelangen, könnte vielleicht doch als ein palingenetischer Vorgang gedeutet werden.

Aus dem Gesagten scheint mir hervorzugehen, daß vom Standpunkte der Embryologie die Ansicht, daß die Vorniere und Urniere grundverschiedene Bildungen sind, mindestens ebensoviel Wahrscheinlichkeit für sich in Anspruch nehmen darf, wie die entgegengesetzte Auffassung. Um hier eine Entscheidung zu treffen, bleibt zu untersuchen, welche von den beiden Auffassungen sich besser mit vergleichend-anatomischen Befunden vereinigen läßt. Die besprochenen Verhältnisse bei Amphioxus und bei *Myxine* (Maas 34) sprechen nun in jeder Beziehung für die erstere Auffassung.

Für die Befunde Brauer's bei Gymnophionen bliebe sonach nur

die naheliegende Deutung als Convergenzerscheinung übrig; denn die Vorniere der Gymnophionen functioniert eben als Larvenorgan, und es ist daher eine Annäherung an die Urniere, infolge der gleichen Function beider Organe, schon von vornherein zu erwarten.

Aus der hier vertretenen Auffassung der Excretionsorgane des Amphioxus und der Cranioten ergibt sich, daß der Vornierengang dem Peribranchialraum entspricht. Im speziellen verweise ich in dieser Beziehung auf die schon vielfach citierten Arbeiten Boveri's (6, 7). Durch die eingehenden Untersuchungen Rabl's (46) ist zwar die Beteiligung des Ektoderms an der Bildung des Vornierenganges der Selachier (Rückert (49), Van Wijhe (61), Laguesse (28), Beard (3)), die wohl als ein Argument für die erwähnte Theorie angesehen werden konnte, zweifelhaft geworden. Van Wijhe versuchte allerdings später (63) wieder seine Ansicht aufrecht zu erhalten, und ich muß gestehen, daß mir die von ihm abgebildete Zellteilungsfigur in der Tat für einen Übergang ektoblastischer Elemente in den Vornierengang zu sprechen scheint. Wie dem übrigens auch sein mag, ich glaube, daß die embryonale Entstehung des Ganges für die Entscheidung der Frage belanglos ist. Seit wir wissen, daß sich die Linse des Tritonauges ebensogut aus der Iris als aus der Epidermis bilden kann, fehlt jede Berechtigung, vergleichend-anatomisch begründete Homologien auf Grund embryologischer Befunde anzufechten. Vergleichend-anatomisch aber steht folgendes fest: Wir haben bei Amphioxus eine Höhle, die sich durch den ganzen Rumpf erstreckt. In diese Höhle mündet einerseits eine Reihe von Nierenkanälchen, für welche wohl kaum bezweifelt werden kann, daß sie dem Pronephros homolog sind, andrerseits eröffnen sich in dieselbe, wenigstens zeitweise, segmentale Organe, welche aus demselben Abschnitt des Mesoderms hervorgehen wie die Urniere, welche dieselben Beziehungen zum Venensystem aufweisen, wie die Urniere, welche selbst auch excretorisch tätig sind, welche also höchst wahrscheinlich der Urniere homolog sind. Der durch diese Beziehungen charakterisierte Hohlraum des Amphioxus ist der Peribranchialraum. Diese Tatsache läßt meiner Meinung nach keine andere Deutung zu, als daß der Peribranchialraum des Amphioxus mit dem Vornierengang zu homologisieren ist, wenn es auch zweifelhaft bleiben mag, ob gerade der Zustand, den wir beim Amphioxus finden, den Ausgangspunkt für die Verhältnisse der Cranioten geliefert hat.

Stellen wir uns nun auf den hier vertretenen Standpunkt und

werfen wir einen Blick auf die Excretionsorgane einerseits der Cranioten, andrerseits der Wirbellosen!

Bei Selachiern, wie bei höhern Cranioten, treffen wir einen innigen Zusammenhang zwischen der Gonade und den Excretionsorganen, der in der Ausbildung eines Urogenitalsystems seinen Ausdruck findet. Ein ganz ähnliches Verhältnis findet sich nun auch bei Amphioxus, auch hier können wir von einem Urogenitalsystem sprechen, da ja die Gonaden zugleich Excrete liefern. Diese Tatsache bildet eine Bestätigung der schon von Boveri (7) geäußerten Ansicht, daß die Verbindung der Excretionsorgane mit dem Genitalsystem, wie wir sie bei Cranioten finden in ihrer Wurzel bis auf die Verhältnisse des Amphioxus zurückgehen könnte, denn ebenso wie bei Cranioten findet schon bei Amphioxus die Entleerung der Geschlechtsprodukte durch eine Öffnung statt, die der Mündung des spätern Urnierenkanälchens in den Urnierengang entsprechen dürfte. Der Zustand derjenigen Fischgruppen, wo die Geschlechtsprodukte unabhängig von den Leitungswegen des Nierensystems entleert werden, wäre hiernach ein secundärer. Die Gonaden der Cranioten mit einem Urogenitalsystem hätten sich demnach ihre Leitungswege nicht erst erworben, sondern diese dienten schon von Anfang an diesem Zwecke oder sie waren Teile der Gonaden selbst.

Die Urniere und die Nachniere, die ja, nach den neuern Untersuchungen Wiedersheim's (67) und Schreiner's (53) zu urteilen, wahrscheinlich Teile eines einheitlichen Nierensystems sind, also die Dauerniere der Cranioten überhaupt, wäre nach unserer Auffassung ein ganz eigenartiges Organ; wir können dafür den Begriff des **Gononephridiums** aufstellen, eines Excretionsorgans, welches von den Geschlechtsorganen der Craniotenahnen seinen Ausgang nahm. Ganz unabhängig davon wäre nach der oben vertretenen Auffassung die Vorniere, die, nach ihrer Entfaltung bei Amphioxus zu urteilen, das ursprüngliche Excretionssystem der Chordatenahnen gewesen sein dürfte. Diese Erwägung legt den Gedanken nahe, daß man die Vorniere zu den Segmentalorganen der Anneliden in Beziehung setzen könnte. Rückert (49) hat bereits, gestützt auf den von ihm an Selachier-Embryonen gemachten Befund, daß die Vornierenkanälchen für eine kurze Zeit mit dem Ektoderm in Verbindung treten, diese Meinung ausgesprochen. Boveri (6) zeigte dann unter Hinweis auf die Nierenkanälchen von Amphioxus, daß eine solche Deutung der Vorniere manches für sich hat. Die interessante Entdeckung von Goodrich (18), daß den

Nierenkanälchen von Amphioxus Zellen mit einer langen Wimper, sog. Solenocyten ansitzen[1]), ganz der gleichen Art, wie er sie in den Nephridien von Polychäten gefunden hat (17), scheint, wie ja Goodrich selbst schon betont hat, der angedeuteten Auffassung der Vorniere sehr günstig zu sein. Das einzelne Vornierenkanälchen könnte einem Metanephridium der Anneliden gleichgesetzt werden und ließe sich wie dieses in letzter Instanz auf ein „Protonephridium“ zurückführen. Bei Cranioten hat dieses Metanephridium seine Rolle im wesentlichen ausgespielt; es persistiert zum Teil noch als Larvenorgan, um bald von dem Gononephridium abgelöst zu werden. Der Amphioxus ist die einzige Form, bei welcher beide Arten von Excretionsorganen zeitlebens nebeneinander funktionieren, das Gononephridium allerdings excretorisch noch von untergeordneter Bedeutung.

Ist die ganze Argumentation zutreffend, so kommen wir zu dem Resultat, daß der Amphioxus, der für die Annahme einer genetischen Beziehung der Vertebraten zu gewissen segmentalen Wirbellosen so lange ein Stein des Anstoßes zu sein schien, sich gerade umgekehrt als ein höchst wertvolles Bindeglied zwischen beiden Typen erweisen würde.

---

1) Ich möchte bei dieser Gelegenheit bemerken, daß man die Schwingungen der Solenocytengeißeln bei Amphioxus am besten erst einige Stunden nach der Präparation des Kiemenkorbes beobachten kann, besonders deutlich werden die Schwingungen, wenn man die Tiere vorher mit irgend einem „vitalen“ Farbstoff z. B. Ammoniakkarmin behandelt hat. Dies dürfte wohl so zu erklären sein, daß die Bewegung der Geißeln anfangs viel zu schnell ist, als daß sie wahrgenommen werden könnte, und daß sie erst, wenn die Zellen im Absterben begriffen sind, eine Verlangsamung erfährt, die sie der Beobachtung zugänglich macht.

Literaturverzeichnis.

1. Balfour, F. M., A monograph on the development of the Elasmobranch Fishes, London 1878.
2. Ballowitz, E., Untersuchungen über die Struktur der Spermatozoen, III, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 36, 1890.
3. Beard, J., The origin of the segmental duct in Elasmobranchs, in: Anat. Anz., V. 2, 1887.
4. —, The origin and histogenesis of the Thymus in Raja batis, in: Zool. Jahrb., V. 17, Anat., 1902.
5. —, The germ cells, I, Raja batis, ibid., V. 16, Anat., 1902, und Journ. Anat. Physiol., V. 38, 1903.
6. Boveri, Th., Ueber die Niere des Amphioxus, in: SB. Ges. Morph. Physiol. München, V. 6, 1890.
7. —, Die Nierenkanälchen des Amphioxus, in: Zool. Jahrb., V. 5, Anat., 1892.
8. —, Ueber die Bildungsstätte der Geschlechtsdrüsen und die Entstehung der Genitalkammern beim Amphioxus, in: Anat. Anz., V. 7, 1892.
9. Brauer, A., Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung und Anatomie der Gymnophyonen. III. Die Entwicklung der Excretionsorgane, in: Zool. Jahrb., V. 17, Anat., 1902.
10. Burchardt, E., Beiträge zur Kenntnis des Amphioxus lanceolatus, in: Jena. Z. Natur, V. 34, 1900.
11. Costa, A. G., „Genere Branchiostoma“, in: Fauna del Regno di Napoli, und in: Oken's Isis, 1846.
12. Dohrn, A., Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers, IV, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, V. 5, 1884.

13. FELIX, W., Die PRICE'sche Arbeit „Development of the excretory Organs of a Myxinoid (Bdellostoma stouti Lockington)" und ihre Bedeutung für die Lehre von der Entwicklung des Harnsystems, in: Anat. Anz., V. 13, 1897.

14. FIELD, H. H., The development of the pronephros and segmental duct in Amphibia, in: Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll., V. 21, 1891.

15. GEGENBAUR, C., Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. III. Das Kopfskelet der Selachier, Leipzig 1872.

16. —, Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, Leipzig 1898 u. 1901.

17. GOODRICH, E. S., On the nephridia of the Polychaeta, Pt. I, in: Quart. J. microsc. Sc., V. 40, 1897; Pt. II, ibid., V. 41, 1898; Pt. III, ibid., V. 43, 1900.

18. —, On the structure of the excretory organs of Amphioxus. Pt. I, ibid., V. 45, 1902.

19. HATSCHEK, B., Studien über Entwicklung des Amphioxus, in: Arb. zool. Inst. Wien, V. 4, 1881.

20. —, Ueber den Schichtenbau von Amphioxus, in: Verh. anat. Ges., Würzburg, 1888.

21. HATTA, S., Preliminary note on the development of the pronephros in Petromyzon, in: J. Coll. Sc. Imper. Univ. Tokyo, V. 10, 1897.

22. —, Contribution to the morphology of Cyclostomata. II. On the development of pronephros and segmental duct in Petromyzon, ibid., V. 13, 1900.

23. HIS, W., Anatomie menschlicher Embryonen. II. Zur Geschichte der Organe, Leipzig 1885.

24. HOCHSTETTER, F., Entwicklung des Venensystems der Wirbeltiere, in: Ergeb. Anat. Entw.-Gesch., V. 3, 1893.

25. —, Die Entwicklung des Blutgefäßsystems, in: O. HERTWIG, Handb. d. vergl. u. experiment. Entwicklungslehre d. Wirbelt., 1902 bis 1903.

26. KOELLIKER, Ueber das Geruchsorgan von Amphioxus, in: Arch. Anat. Physiol., 1843.

27. KOWALEWSKY, A., Entwicklungsgeschichte des Amphioxus lanceolatus, in: Mém. Acad. Sc. St. Pétersbourg, V. 11, N. 4, 1867.

28. LAGUESSE, F., Sur le développement du mésenchyme et du pronéphros chez les Sélaciens (Acanthias), in: CR. Mém. Soc. Biol. (9), V. 3, 1891.

29. LANG, A., Der Bau von Gunda segmentata und die Verwandtschaft der Plathelminthen mit Coelenteraten und Hirudineen, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, V. 3, 1882.

30. Langerhans, P., Untersuchungen über Petromyzon Planeri, in: Ber. naturf. Ges. Freiburg i. B., 1875.

31. —, Zur Anatomie des Amphioxus lanceolatus, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 12, 1876.

32. Legros, R., Sur la morphologie des glandes sexuelles de l'amphioxus lanceolatus, in: CR. 3. Congrès internat. Zool., Leyde 1896.

33. —, Contribution à l'étude de l'appareil vasculaire de l'Amphioxus, in: Mitt. zool. Stat. Neapel, V. 15, 1902.

34. Maas, O., Ueber Entwicklungsstadien der Vorniere und Urniere bei Myxine, in: Zool. Jahrb., V. 10, Anat., 1897.

35. Maurer, F., Schilddrüse und Thymus der Teleostier, in: Morphol. Jahrb., V. 11, 1886.

36. —, Schilddrüse, Thymus und Kiemenreste der Amphibien, ibid., V. 13, 1888.

37. de Meuron, P., Recherches sur le développement du thymus et de la Glande thyroïde. Diss., Genève 1886.

38. Minot, Ch. S., Gegen das Gonotom, in: Anat. Anz., V. 9, 1894.

39. Müller, W., Ueber das Urogenitalsystem des Amphioxus und der Cyclostomen, in: Jena. Z. Naturw., V. 9, 1875.

40. Müller, Joh., Ueber den Bau und die Lebenserscheinungen des Branchiostoma lubricum, in: Abh. Akad. Wiss. Berlin aus dem Jahre 1842. Berlin 1844.

41. Neidert, L. und A. Leiber, Ueber Bau und Entwicklung der weiblichen Geschlechtsorgane des Amphioxus lanceolatus, in: Zool. Jahrb., V. 18, Anat., 1903.

42. Price, G. C., Zur Ontogenie eines Myxinoiden (Bdellostoma stouti, Lockington), in: SB. math.-phys. Cl. Akad. Wiss. München, V. 26, 1896.

43. —, Development of the excretory organs of a Myxinoid, Bdellostoma stouti Lockington, in: Zool. Jahrb., V. 10, Anat., 1897.

44. Quatrefages, A. de, Mémoire sur le système nerveux et sur l'histologie du Branchiostome ou Amphioxus, in: Ann. Sc. nat. (3) Zool., V. 4, 1845.

45. Rabl, C., Ueber die Entwicklung des Venensystems der Selachier, in: Festschr. Leuckart, Leipzig 1892.

46. —, Ueber die Entwicklung des Urogenitalsystems der Selachier, in: Morphol. Jahrb., V. 24, 1896.

47. Rathke, H., Bemerkungen über den Bau des Amphioxus lanceolatus, Königsberg 1841.

48. Rolph, W., Untersuchungen über den Bau des Amphioxus lanceolatus in: Morphol. Jahrb., V. 5, 1876.

49. Rückert, J., Ueber die Entstehung der Excretionsorgane bei Selachiern, in: Arch. Anat. Physiol., Anat. Abt., 1888.

50. Russo, A., Sulla funzione renale del organo genitale delle Oloturie, in: Ricerche Lab. anat. Roma, V. 8, 1901.

51. Schneider, A., Amphioxus lanceolatus, in: Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere, Berlin 1879.

52. Schneider, K. C., Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere, Jena 1902.

53. Schreiner, K. E., Ueber die Entwicklung der Amniotenniere, in: Z. wiss. Zool., V. 71, 1902.

54. Sedgwick, A., On the early development of the anterior part of the Wolffian duct and body in the chick, together with some remarks on the excretory system of the Vertebrata, in: Quart. J. microsc. Sc. (N. S.), V. 20, 1880.

55. Semon, R., Studien über den Bauplan des Urogenitalsystems der Wirbeltiere. Dargelegt an . . . Ichthyophis glutinosus, Jena 1891.

56. —, Das Excretionssystem der Myxinoiden in seiner Bedeutung für die morphologische Auffassung des Urogenitalsystems, in: Festschr. Gegenbaur, Leipzig 1896.

57. Sobotta, J., Reifung und Befruchtung des Eies von Amphioxus lanceolatus, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 30, 1897.

58. Stieda, L., Studien über den Amphioxus lanceolatus, in: Mém. Acad. Sc. St. Pétersbourg (7), V. 19, 1873.

59. Van Bemmelen, J. F., Die Visceraltaschen und Aortenbogen bei Reptilien und Vögeln, in: Zool. Anz., V. 9, 1886.

60. Van der Stricht, O., Le maturation et la fécondation de l'oeuf d'Amphioxus lanceolatus, in: Arch. Biol., V. 19, 1896.

61. Van Wijhe, J. W., Ueber die Mesodermsegmente des Rumpfes und die Entwicklung des Excretionssystems bei Selachiern, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 33, 1899.

62. —, Die Kopfregion der Cranioten beim Amphioxus nebst Bemerkungen über die Wirbeltheorie des Schädels, in: Anat. Anz., V. 4, 1889.

63. —, Ueber die Beteiligung des Ektoderms an der Bildung des Vornierenganges, in: Verh. anat. Ges., Kiel 1898.

64. —, Beiträge zur Anatomie der Kopfregion des Amphioxus lanceolatus, in: Petrus Camper, V. 1, 1901.

65. Waldeyer, W., Die Geschlechtszellen, in: O. Hertwig, Handb. d. vergl. u. exper. Entwicklungslehre der Wirbeltiere, Jena 1903.

66. Weiss, F. E., Excretory tubules in Amphioxus lanceolatus, in: Quart. J. microsc. Sc. (N. S.), V. 31, 1890.

67. Wiedersheim, R., Ueber die Entwicklung des Urogenitalapparats bei Crocodilen und Schildkröten, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 36, 1890.

68. WILLEY, A., The later larval development of Amphioxus, in: Quart. J. microsc. Sc. (N. S.), V. 35, 1891.

69. WILSON, E. B., Amphioxus and the mosaic theory of development, in: J. Morphol., V. 8, 1893.

70. WOODS, F. A., Origin and migration of the germ-cells in Acanthias, in: Amer. J. Anat., V. 1, 1902.

71. ZARNIK, B., Ueber segmentale Venen bei Amphioxus und ihr Verhältnis zum Ductus Cuvieri, in: Anat. Anz., V. 24, 1904.

Erklärung der Abbildungen.

Allgemeine Bezeichnungen.

Af Falte des Atrialepithels
At Peribranchialraum
Bm Bauchmuskel
Cl Cutislamelle
Cz Centrale Zellen der Narbe
Ei Eier
Ek Epithelkeil
El Excretleiste
Ep Epidermis
F Follikelepithel
G Gefäß (Cardinalvene)
Gk Genitalkammerhöhle
Gks Genitalkammerseptum
Gl Genitallacune
Hk Homogene Kugeln des Narbengewebes
Ke Keimepithel
Kh_1 Primäre Keimhöhle
Kh_2 Sekundäre Keimhöhle
Kz Keimzellen
Lk Gelappte Kerne
M Seitenmuskel
Mf Muskelfasern
Ms Myoseptum
Mst Mediale Stützlamelle
n Muttersomitenhöhle
n—1 Höhle des nächstvordern Somiten
N Narbe
No Obere Narbe
Nu Untere Narbe
Nb Nabel
Pbl Parietales Blatt des Kammerepithels
Pg Perigonialhöhle
Pr Peribranchialraumepithel
Pz Periphere Narbenzellen
Qv Quervene
R Recessus der Kammerhöhle
Sc Spermatocyten
Sc_1 Spermatocyten 1. Ord.
Sc_2 Spermatocyten 2. Ord.
Sg Spermatogonien
Sf Seitenfaltenhöhle
Skbl Stützlamelle des Skleralblattes
Sl Stützlamelle
Spd Spermatiden
St Stiel
Stz Stützzellen
Usz Ursamenzellen
Vbl Viscerales Blatt des Kammerepithels
Ze Zerfallende Eier

Tafel 1.

Fig. 1. Querschnitt durch den untern Teil der rechten Körperwand eines Neapler Tieres von 3 mm Länge. Fix. mit Pikrinsäure, gef. mit Hämalaun und Rubinammonpikrat. Leitz, Hom. Imm. $^1/_{12}$. 1320 : 1.

Fig 2. Querschnitt durch den untern Teil der rechten Peribranchialwand eines Neapler Tieres von 4,5 mm Länge. Fix. mit Sublimateisessig, gef. mit Boraxkarmin, Pikrinsäure und Indigkarmin. LEITZ, Hom. Imm. $^1/_{12}$. 1320 : 1.

Fig. 3 a—c. Von hinten nach vorn aufeinanderfolgende Querschnitte (5 μ) durch die rechte Atrialwand eines Neapler Tieres von 7 mm Länge Fix. mit Sublimateisessig, gef. mit Hämalaun und Rubinammonpikrat. LEITZ, Hom. Imm. $^1/_{12}$. 1320 : 1.

Fig. 4 a, b. Zwei von oben nach unten aufeinanderfolgende Frontalschnitte (5 μ) der linken Atrialwand eines Neapler Tieres von 7 mm Länge. Fix. mit Pikrineisessig, gef. mit Boraxkarmin, Pikrinsäure und Indigkarmin. LEITZ, Hom. Imm. $^1/_{12}$. 1320 : 1.

Fig. 5. Querschnitt durch die rechte Körperwand eines Neapler Tieres von 7 mm Länge. Fix. mit Sublimateiseissig, gef. mit Hämalaun und Rubinammonpikrat. LEITZ, Hom. Imm. $^1/_{12}$. 1320 : 1.

Fig. 6. Querschnitt durch eine linke vordere Keimdrüsenanlage eines Neapler Tieres von 12,5 mm Länge. Fix. mit Sublimateisessig und Salpetersäure, gef. mit Hämalaun und Rubinammonpikrat. LEITZ, Hom. Imm. $^1/_{12}$. 1320 : 1.

Fig. 7. Querschnitt durch eine rechte mittlere Hodenanlage eines Neapler Tieres von 10 mm Länge. Fix. mit Sublimateisessig, gef. mit Hämalaun und Rubinammonpikrat. ZEISS, Apochrom. Imm. 2 mm. 1320 : 1.

Fig. 8. Querschnitt durch eine linke mittlere Hodenanlage eines Neapler Tieres von 12,5 mm Länge. Fix. mit Sublimatsalpetersäure, gef. mit Hämalaun und Rubinammonpikrat. ZEISS, Apochrom. Imm. 2 mm. 1320 : 1.

Fig. 9. Querschnitt durch eine rechte mittlere Hodenanlage eines Neapler Tieres von 12,5 mm Länge. Fix. mit Sublimatsalpetersäure, gef. mit Hämalaun und Rubinammonpikrat. ZEISS, Apochrom. Imm. 2 mm. 1320 : 1.

Fig. 10. Zwei Querschnitte durch eine rechte mittlere Hodenanlage eines Neapler Tieres von 14 mm Länge. Fix. mit Sublimatsalpetersäure, gef. mit Hämalaun und Rubinammonpikrat. ZEISS, Apochrom. Imm. 2 mm. 1320 : 1.

Die Ebene des Schnittes a liegt 18 μ vor der Ebene des Schnittes b.

Tafel 2.

Fig. 11. Querschnitt durch eine rechte mittlere Hodenanlage eines Neapler Tieres von 18 mm Länge. Fix. mit Sublimatsalpetersäure, gef. mit Hämalaun und Rubinammonpikrat. ZEISS, Apochrom. Imm. 2 mm. 1320 : 1.

Fig. 12. Querschnitt durch den Narbenteil einer linken mittlern Hodenanlage desselben Tieres. ZEISS, Apochrom. Imm. 2 mm. 1320 : 1.

Fig. 13. Querschnitt durch eine rechte mittlere Hodenanlage desselben Tieres. ZEISS, Apochrom. Imm. 2 mm. 1320 : 1.

Fig. 14. Querschnitt durch den Narbenteil einer rechten mittlern Hodenanlage eines Helgoländer Tieres von 25 mm Länge. Fix. mit Perényi's Gemisch, gef. mit Boraxkarmin, Pikrinsäure und Indigkarmin. Zeiss, Apochrom. Imm. 2 mm. 940 : 1.

Fig. 15. Querschnitt durch den Narbenteil einer andern Hodenanlage desselben Tieres. Zeiss, Apochrom. Imm. 2 mm. 940 : 1.

Fig. 16. Zwei Querschnitte durch einen rechten mittlern Hoden eines Neapler Tieres von 32 mm Länge. Fix. mit Sublimateisessig, gef. mit Boraxkarmin, Thionin, Pikrinsäure und Indigkarmin. Leitz, Hom. Imm. $^1/_{12}$. 855 : 1.

Die Ebene des Schnittes a liegt 15 μ vor der Ebene des Schnittes b.

Fig. 17. Querschnitt durch eine rechte mittlere Ovarialanlage eines Neapler Tieres von 7 mm Länge. Fix. mit Sublimateisessig, gef. mit Boraxkarmin, Pikrinsäure und Indigkarmin. Zeiss, Apochrom. Imm. 2 mm. 1320 : 1.

Fig. 18. Querschnitt durch eine rechte mittlere Ovarialanlage eines Neapler Tieres von 10 mm Länge. Fix. mit Sublimateisessig, gef. mit Hämalaun und Rubinammonpikrat. Leitz, Hom. Imm. $^1/_{12}$. 1320 : 1.

Tafel 3.

Fig. 19 a, b. Zwei von hinten nach vorn aufeinanderfolgende Querschnitte (5 μ) durch eine rechte mittlere Ovarialanlage eines Neapler Tieres von 10 mm Länge. Fix. mit Sublimateisessig, gef. mit Hämalaun und Rubinammonpikrat. Leitz, Hom. Imm. $^1/_{12}$. 1320 : 1.

Fig. 20. Querschnitt durch eine rechte mittlere Ovarialanlage eines Neapler Tieres von 10 mm Länge. Fix. mit Sublimateisessig, gef. mit Hämalaun und Rubinammonpikrat. Leitz, Hom. Imm. $^1/_{12}$. 1320 : 1.

Fig. 21. Querschnitt durch eine rechte vordere Ovarialanlage eines Neapler Tieres von 15 mm Länge. Fix. mit Sublimateisessig, gef. mit Hämalaun und Rubinammonpikrat. Zeiss, Apochrom. Imm. 2 mm. 1320 : 1.

Fig. 22. Querschnitt durch eine linke vordere Ovarialanlage eines Neapler Tieres von 16 mm Länge. Fix. mit Sublimateisessig, gef. mit Hämalaun und Rubinammonpikrat. Zeiss, Apochrom. Imm. 2 mm. 1320 : 1.

Fig. 23. Querschnitt durch eine rechte mittlere Ovarialanlage eines Neapler Tieres von 15 mm Länge. Fix. mit Sublimateisessig, gef. mit Hämalaun und Rubinammonpikrat. Zeiss, Apochrom. Imm. 2 mm. 1320 : 1.

Fig. 24. Querschnitt durch den untern Teil der medialen Wand einer rechten mittlern Ovariengenitalkammer eines Neapler Tieres von 16 mm Länge. Fix. mit Sublimateisessig, gef. mit Hämalaun und Rubinammonpikrat. Zeiss, Apochrom. Imm. 2 mm. 1320 : 1.

Fig. 25. Querschnitt durch eine rechte mittlere Ovarialanlage eines Neapler Tieres von 18 mm Länge. Fix. mit Sublimatsalpetersäure, gef. mit Hämalaun und Rubinammonpikrat. Zeiss, Apochrom. Imm. 2 mm. 1320 : 1.

Fig. 26. Zwei Querschnitte durch die untere Narbe eines rechten Ovars eines Neapler Tieres von 18 mm Länge. Fix. mit Sublimatsalpetersäure, gef. mit Boraxkarmin, Pikrinsäure und Indigkarmin. ZEISS, Apochrom. Imm. 2 mm. 1320 : 1.

Die Ebene des Schnittes a liegt 15 μ vor der Ebene des Schnittes b.

Fig. 27. Querschnitt durch einen rechten mittlern Hoden eines Bretagneser Tieres von 28 mm Länge. Fix. mit VOM RATH'scher Flüssigkeit, gef. mit Hämateïn IA und Rubinammonpikrat. LEITZ, Hom. Imm. $^1/_{12}$. 575 : 1.

Fig. 29. Schnitt durch das Keimepithel eines reifen Ovars. Fix. mit Sublimatsalpetersäure, gef. mit Boraxkarmin, Indigkarmin und Pikrinsäure. LEITZ, Hom. Imm. $^1/_{12}$. 525 : 1.

Tafel 4.

Fig. 28. Mittlerer Querschnitt eines reifen Hodens. Fix. mit Sublimatsalpetersäure, gef. mit Hämalaun und Rubinammonpikrat. LEITZ, Obj. 7. 245 : 1.

Fig. 30. Schnitt durch die Excretleiste eines reifenden Hodens. Fix. mit VOM RATH'scher Flüssigkeit, gef. mit Hämateïn IA und Rubinammonpikrat. LEITZ, Hom. Imm. $^1/_{12}$. 780 : 1.

Fig. 31. Schnitt durch einen Excretballen eines reifen Ovars, nach einem Präparat von NEIDERT. Fix. mit Sublimateisessig, gef. mit Boraxkarmin und DELAF. Hämatoxylin. ZEISS, Apochrom. Imm. 2 mm. 780 : 1.

Fig. 32. Centraler Querschnitt der Narbe eines reifen Hodens. Fix. mit Sublimatsalpetersäure, gef. mit Hämalaun und Rubinammonpikrat. ZEISS, Apochrom. Imm. 2 mm. 600 : 1.

Fig. 33. Mittlere Partie eines Sagittalschnittes durch die Narbe eines reifen Hodens. Fix. mit Sublimatsalpetersäure, gef. mit Boraxkarmin, Pikrinsäure und Indigkarmin. LEITZ, Hom. Imm. $^1/_{12}$. 960 : 1.

Fig. 34. Schnitt durch das Hodenepithel eines Neapler Tieres von 19 mm Länge. Fix. mit Osmiumtetraoxyd, gef. mit Hämalaun und Rubinammonpikrat. ZEISS, Apochrom. Imm. 2 mm. 1320 : 1.

Fig. 35. Schnitt durch das Keimepithel eines reifen Hodens. Fix. mit VOM RATH'scher Flüssigkeit, gef. mit HEIDENHAIN's Hämatoxylin und Rubinammonpikrat. ZEISS, Apochrom. Imm. 2 mm. 1320 : 1.

Fig. 36. a Querschnitt, b Flachschnitt der Perigonialhülle eines reifen Ovars. Fix. mit FLEMMING's Gemisch, gef. mit HEIDENHAIN's Eisenhämatoxylin. ZEISS, Apochrom. Imm. 2 mm. 820 : 1.

Fig. 37. Spermien, Abstrichpräparat, gef. mit Eosin. ZEISS, Apochrom. Imm. 2 mm. 1800 : 1.

Fig. 38. Spermien, Abstrichpräparat, gef. mit HEIDENHAIN's Eisenhämatoxylin und Rubinammonpikrat. ZEISS, Apochrom. Imm. 2 mm. 1800 : 1.

Fig. 39. Spermien, Macerationspräparat, gef. mit Boraxkarmin und MALLORY's Hämatoxylin. ZEISS, Apochrom. Imm. 2 mm. 1800 : 1.

Tafel 5.

Fig. 40. Centraler Querschnitt durch ein laichendes Ovar. Nach einem Präparat des Herrn Prof. Sobotta. Fix. mit Flemming's Gemisch, gef. mit Heidenhain's Eisenhämatoxylin. Leitz, Obj. 5. 130 : 1.

Fig. 41. Schnitt durch die laterale untere Partie eines laichenden Ovars. Nach einem Präparat des Herrn Prof. Sobotta. Fix. mit Flemming's Gemisch, gef. mit Heidenhain's Eisenhämatoxylin. Leitz, Hom. Imm. $^1/_{12}$. 340 : 1.

Fig. 42. Centraler Schnitt durch ein Ovar, das seine Keimprodukte entleert hat und sich in Regeneration befindet. Fix. mit Sublimatsalpetersäure, gef. mit Boraxkarmin, Pikrinsäure und Indigkarmin. Leitz, Obj. 7. 300 : 1.

Lebenslauf.

Ich, Boris Valentin Zarnik, bin am 11. März des Jahres 1883 zu Laibach in Österreich als Sohn des verstorbenen Rechtsanwaltes Dr. Valentin Zarnik und seiner verstorbenen Frau Anna, geb. Koss, geboren. In meinem 6. Lebensjahr trat ich in die fünfklassige I. städtische Volksschule in Laibach ein, welche ich nach 4 Jahren verließ, um das humanistische I. Staatsobergymnasium in Laibach zu besuchen. Im Sommer des Jahres 1901 absolvierte ich meine Gymnasialstudien und bestand die Maturitätsprüfung. Im Herbst begab ich mich hierauf nach Jena und immatrikulierte mich in der medizinischen und in der philosophischen Fakultät. Nach 2 Semestern verließ ich Jena und begab mich, nachdem ich einige Monate in Klausenburg zugebracht, um von Herrn Prof. Apáthy in die mikroskopische Technik eingeführt zu werden, zur Fortsetzung meiner naturwissenschaftlichen und medizinischen Studien nach Würzburg, wo ich jetzt in der medizinischen Fakultät immatrikuliert bin. Die Osterferien des Jahres 1903 verbrachte ich an der k. k. Zoologischen Station zu Triest, um die Meeresfauna zu studieren.

Ich besuchte Vorlesungen und Kurse folgender Herren Professoren und Dozenten:

in Jena:

v. Bardeleben, Berger, Eucken, Haeckel, Knorr, Maurer, L. Schultze, Stahl, Walther, Winkelmann und Ziegler,

in Würzburg:

Boveri, v. Frey, Hantzsch, Kraus, v. Rindfleisch, Schell, O. Schultze, Sobotta, Spemann, Stöhr und Tafel.

Allen meinen Lehrern, besonders dem Herrn Prof. Boveri, der in mir den Sinn für wissenschaftliches Arbeiten wachrief, sage ich meinen herzlichen Dank.

Lippert & Co. (G. Pätz'sche Buchdr.), Naumburg a. S.

Fig. 1.

Fig. 2.

Fig. 3a

Fig. 4a

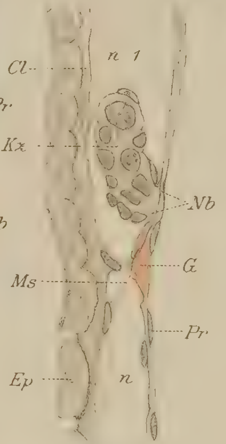


Fig. 4b

Fig. 5.

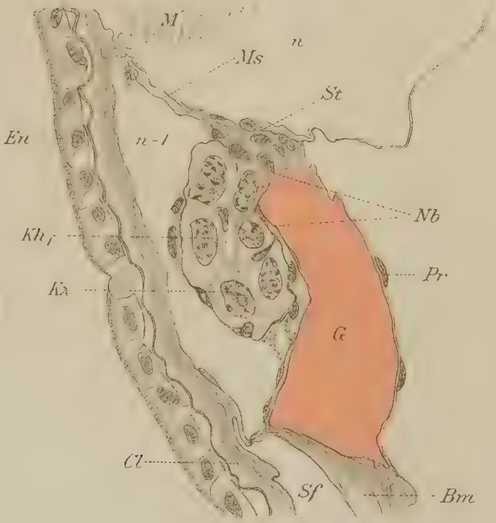


Fig. 7.

Fig. 8.

B. Zarnik gez.

Verlag

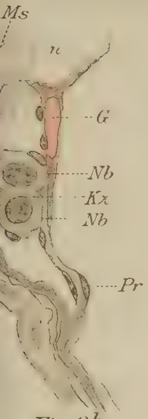


Fig. 3b.

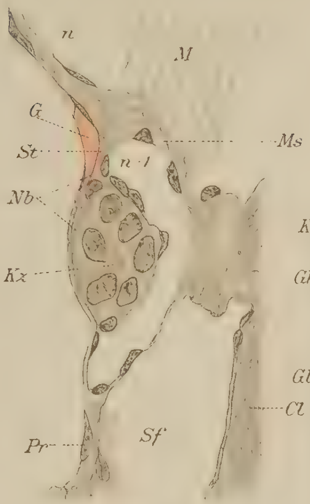


Fig. 6.

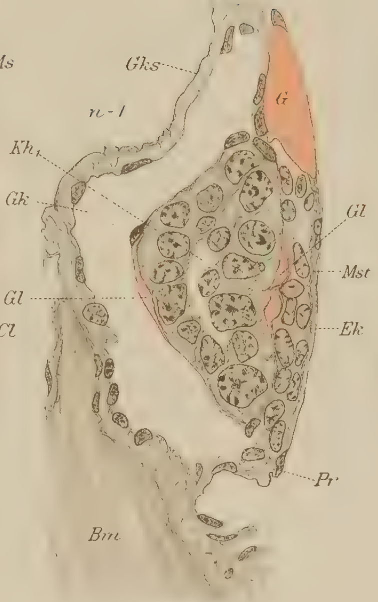


Fig. 10b.

Fig. 9.

Fig. 10a.

Lith Anst v. K. Wesser, Jena.

ena.

Fig. 11.

Fig. 13.

Fig. 14.

Verlag

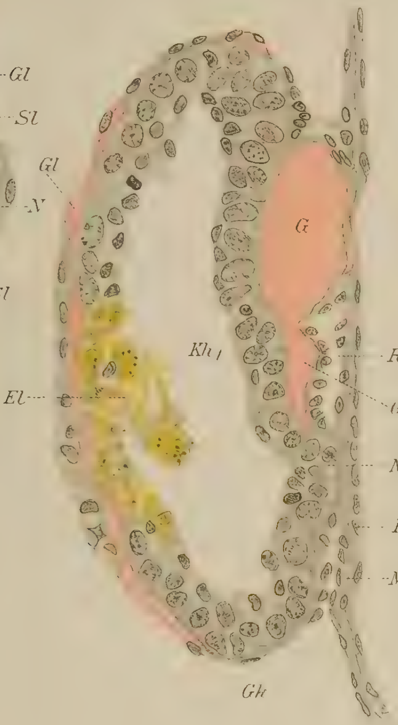


Fig. 16a.

Fig. 16b.

Fig. 17.

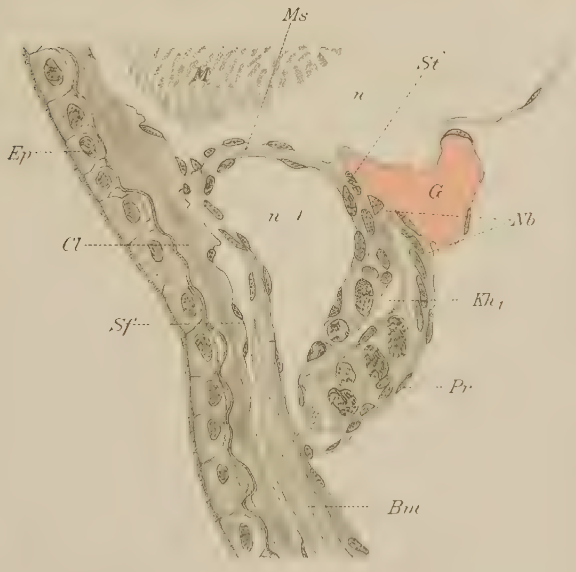


Fig. 18.

Lith Anst.v. K Wesser Jena.

B. Zarnik gez.

Verlag

Fig. 20.

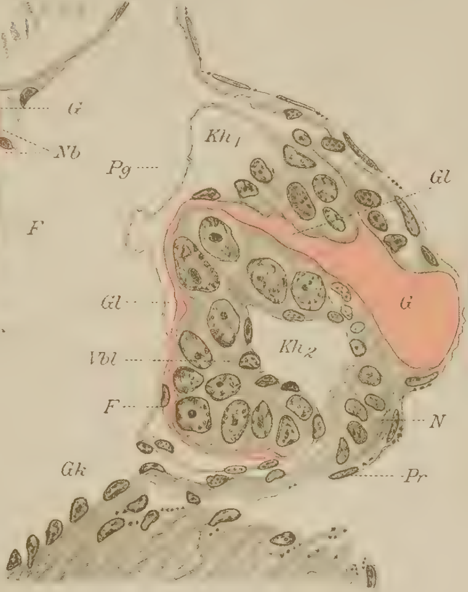
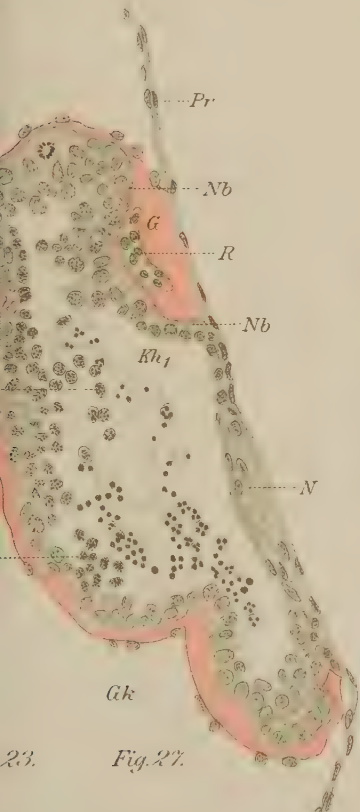


Fig. 25.



23.

Fig. 27.

Fig. 29.

Lith.Anst.v.K.Wesser, Jena.

Fig. 28.

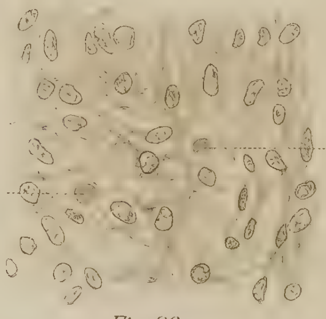


Fig. 33.

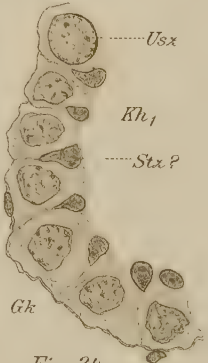
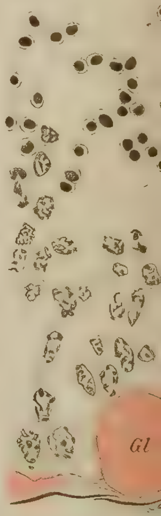


Fig. 34.



B. Zarnik gez.

Verlag v. Gu

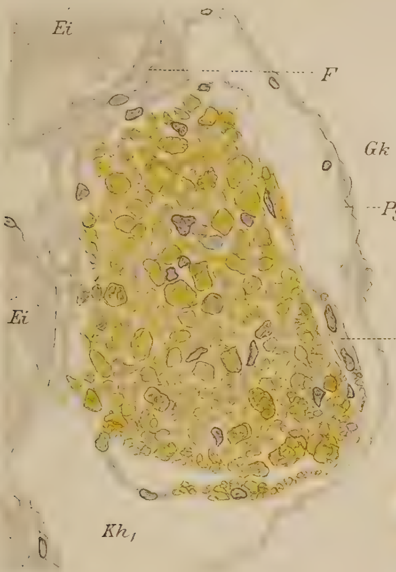


Fig. 31.

Fig. 36a.

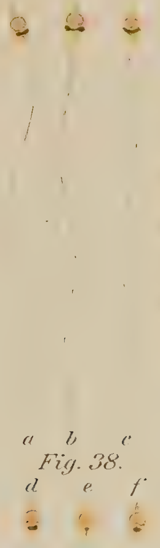


Fig. 38.

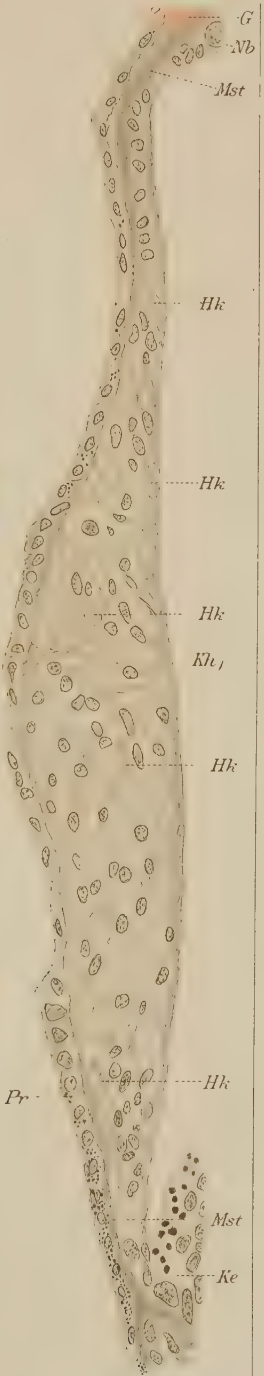


Fig. 32.

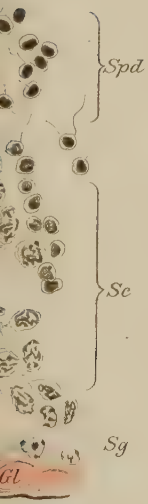


Fig. 37.

Fig. 35.

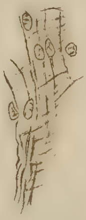


Fig. 36b.

Lith Anst.v.K.Wesser,Jena.

Fig. 40.

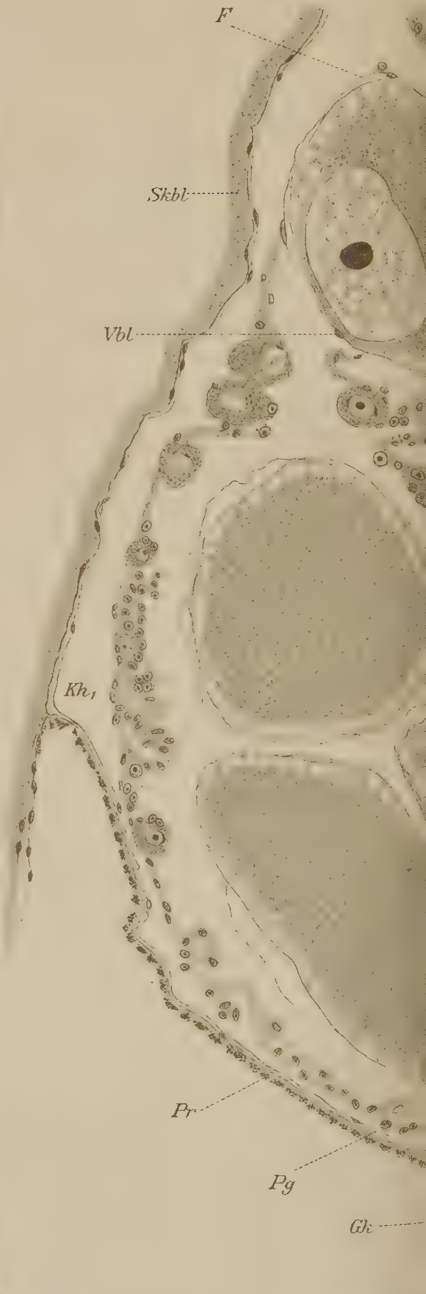


Fig.

B. Zarnik gez.

Verlag v.

Fig. 42.

ena.

Lith. Anst. v. K. Wesser, Jena.

Lippert & Co. (G. Pätz'sche Buchdr.), Naumburg a. S.